ÜBER
KÜNSTLICH ERZEUGTE JANUSBILDUNGEN VON TRITON TAENIATUS.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT ROSTOCK

VORGELEGT

VON

ADOLF HEY
AUS BERGZABERN.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

ROSTOCK 1911.

Referent: Herr Professor Dr. SPEMANN.

Sonderabdruck aus: »Archiv für Entwicklungsmechanik«. 33. Band, 1/2. Heft.

DEM ANDENKEN

MEINER TEUEREN ELTERN,
MEINEN LIEBEN GESCHWISTERN.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553615_0109

Einleitung. Material und Methode.

Der Janus ist als menschliche Doppelbildung von allerdings recht seltenem Vorkommen seit altersher bekannt. In neuerer Zeit wurde er auch bei anderen Wirbeltieren beobachtet. Es existieren in der Literatur Fälle von Säugetieren (Schaf, Schwein, Katze), von Vögeln und von Amphibien (Frosch, Triton).

Unsere ersten Kenntnisse stammen also, wie so häufig, vom Menschen, hernach von den höheren Wirbeltieren. Einem weiteren Eindringen wird aber bei den Amnioten bald durch die Entwickelung im Uterus oder in undurchsichtigen Schalen eine Grenze gesetzt. Diese Schwierigkeiten fallen bei den Anamniern weg. Wir können bei ihnen also eine Doppelbildung vom Anfang ihrer Entstehung an als solche erkennen und in ihrer Weiterentwickelung stetig verfolgen. Ja noch mehr, wir können durch Eingriffe leicht übersehbarer Natur Doppelbildungen verschiedener Art in beliebiger Menge künstlich erzeugen. So haben Doppel-, speziell auch einige Janusbildungen gewonnen O. Schulze ('95) mit Hilfe seiner Umdrehungsversuche vom Froschei, nach seiner Methode G. Wetzel ('95) vom gleichen Objekt und W. Tonkoff ('04) vom Tritonei.

Durch mediane Einschnürung des Tritoneies hat H. Spemann neben den bereits publizierten Doppelbildungen auch ein sehr umfang-

reiches Material von Janusbildungen der verschiedensten Grade erhalten. Er hat in anderem Zusammenhang und zu anderem Zweck (Tritonei III ['03] Taf. XIX Fig. 1 u. 3 und Taf. XXI Fig. 10) selbst bereits Oberflächenansichten einiger Hirne mit schwächster Janusbildung abgebildet und mich später mit der Bearbeitung dieses gesamten Materiales betraut. Ich möchte Herrn Prof. Dr. H. SPEMANN, meinem hochverehrten Lehrer, auch an dieser Stelle herzlichsten Dank sagen für die gütige Überlassung des wertvollen Materiales, wie für das große Interesse und die wohlwollende Unterstützung, die er mir stets im Laufe der Untersuchungen angedeihen ließ.

Ein kleineres Material habe ich im Frühling 1909 nach der gleichen Methode selbst gezüchtet; den interessantesten Exemplaren desselben werden wir im Laufe der Schilderung begegnen. Die geschnürten Keime wurden alle in den verschiedensten Entwickelungsstadien gezeichnet. Nur die besonders charakteristischen Bilder füge ich den Protokollen der Tiere bei. Von ihnen sind die der Textfig. 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13 u. 20 nach Bleistiftzeichnungen des Herrn Prof. SPEMANN von mir angefertigt. Die Mehrzahl der Tiere wurde konserviert in PERÉNYscher Flüssigkeit, eine kleinere Anzahl in Sublimatessigsäure, die sich als vorteilhafter erwies, besonders auch für die beabsichtigte Färbung. Die zweite Gruppe wurde vor der Konservierung mit einer ganz schwachen Chloretonlösung allmählich betäubt und dann erst in die Sublimatessigsäure übergeführt. Die Tiere bleiben auf diese Weise völlig ausgestreckt. Die Embryonen wurden in toto mit Boraxkarmin gefärbt, die Schnitte nachgefärbt mit Hämatoxylin nach DELAFIELD, zum größten Teil mit Pikroindigokarmin. Durch letztere Färbung wird das Plasma der verschiedenen Gewebsarten in verschiedenen Nuancen gefärbt, und man erhält sehr kontrastreiche Schnittbilder. Vor dem Schneiden wurden die Tiere mit Richtmarken versehen, und so ermöglichten die Serien Rekonstruktionen nach der KASTSCHENKOschen Methode der graphischen Isolierung. Diese wurde dann auch reichlich angewandt und erleichterte die Untersuchungen wesentlich.

Im Gegensatz zu den meisten anderen Doppelmißbildungen weist der in allen Teilen gut ausgebildete Janus eine Verdoppelung sämtlicher Organe auf. In dieser seiner symmetrischen Form muß man ihn somit billig als Doppelbildung in ganz ähnlichem Sinne bezeichnen wie etwa Zwillinge.

Zur Darstellung des Janusaufbaues beim Menschen nimmt man in der Regel zu einer genetischen Konstruktion seine Zuflucht. Man

denkt sich Zwillingsembryonen mit ihren Bauchseiten gegeneinander gekehrt, in der ventralen Mittellinie vom Nabel an aufwärts gespalten, die Hälften auseinandergeklappt und wechselweise verwachsen. Betrachtet man eine solche Doppelbildung von oben, so sehen die beiden Gesichter etwa nach Nord und Süd (»Janus«), die beiden Rücken nach Ost und West. Bei dieser Ableitung gehört zu einem Individualteil — so nennt E. SCHWALBE ('07) die gedachten Komponenten — ein ganzer Rücken, Becken und zwei Beine, während Gesicht, Brust und Bauch aus je zwei Individualteilen zusammengesetzt sind. Damit soll noch nichts über die wirkliche Genese gesagt sein. Man könnte natürlich auch von einheitlichen Ventralseiten ausgehen und die Dorsalseiten durch Spaltung und Verwachsung entstanden denken. Diese Auffassung scheint sogar für den WETZELschen Fall richtiger; doch benutzen wir für unsere Beschreibung die Terminologie von SCHWALBE.

Wie sich nun speziell bei Triton der Aufbau der Hauptorgane darstellt, soll an der Hand einer Reihe von schematischen Querschnitten erläutert werden, die durch unbedeutende Änderungen aus den Schnitten der untersuchten Tiere gewonnen wurden. Textfig. 2 zeigt zwei normal gebaute Rücken mit allen Organen: Medulla, Chorda, Aorta, Muskulatur und die ihr angelagerten Vornierengänge. Zwischen sich fassen sie einen sehr verbreiterten Darm, der an jedem von ihnen mit einem Mesenterium, dem regulären dorsalen Mesenterium des normalen Tieres befestigt ist. Die beiden ventralen Medianlinien dieses verschmolzenen Darmes liegen in der vorerwähnten Verwachsungsebene der Individualteile. Wir wollen sie künftig als ventrale Symmetrieebene bezeichnen und die Ebene, die mit den Medianen beider Rückenseiten zusammenfällt, als dorsale Symmetrieebene (Textfig. 2). Beide Ebenen stehen bei völlig gleicher Ausbildung der Individualteile, die in der Wirklichkeit allerdings fast nie vorkommt, aufeinander senkrecht. Defekte der einen Rücken- bzw. Bauchseite müssen natürlich eine ihrem Grad entsprechende Brechung der einen Ebene im Kreuzungspunkte zur Folge haben, d. h. die beiden Hälften der Ebene werden Winkel bilden, von denen der der einen Seite größer, der der anderen kleiner ist als zwei *R*. Wir werden die Organe des größeren Winkels als außenständige den innenständigen des kleineren Winkels gegenüberstellen (Termini von FR. SCHMITT ['01]); den wohlausgebildeten Rücken nenne ich auch kurz den primären, den defekten den sekundären. Diese beiden Ausdrücke sind, zunächst wenigstens, ebenfalls rein morphologisch

Fig. 1.

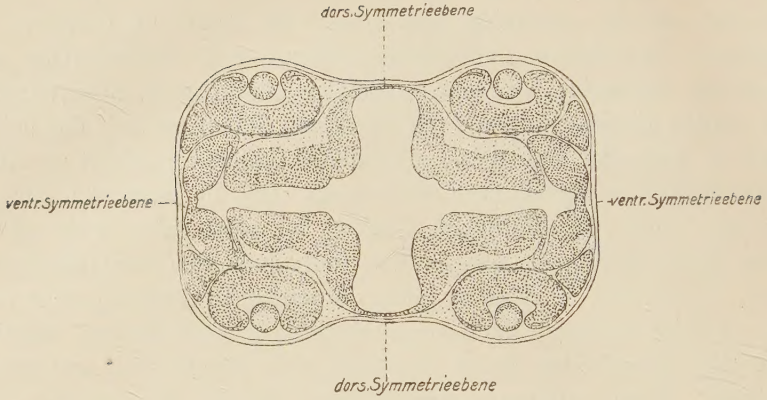


Fig. 2.

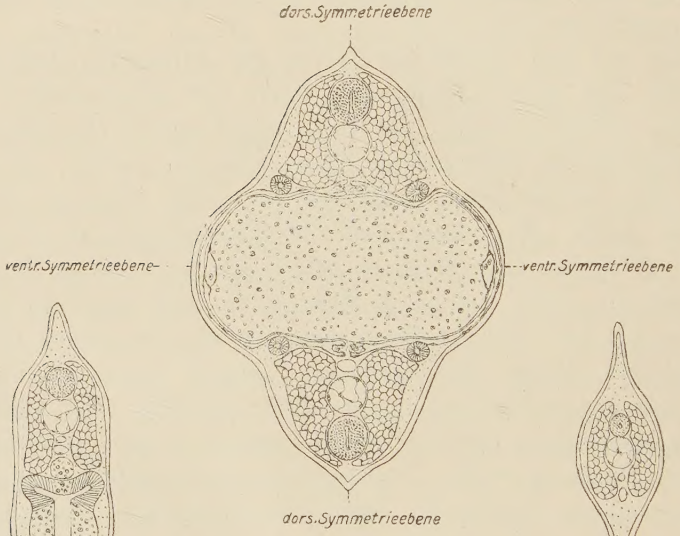


Fig. 1—4.
Schematische Querschnitte durch die verschiedenen Körperregionen des Tritonjanus.

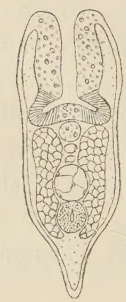


Fig. 3.

Fig. 4.

gemeint. Rechts und links der Doppelbildung sind vom primären Rücken aus zu verstehen. — Verfolgen wir nun die einzelnen Organe weiter. Medulla, Chorda, Aorta, Mesenterium, Muskulatur und Vornierengänge eines jeden Individualteiles verlaufen in gleicher normaler Anordnung wie in Textfig. 2 nach hinten bis an ihr Ende. Gerade so eine Strecke weit nach vorn; dann gabelt sich jedes dieser Organe, die beiden Spalthälften weichen nach rechts und links auseinander und vereinigen sich mit den entsprechenden des Partners; Fig. 1 zeigt dies Verhalten am Centralnervensystem. So entsteht die typische Januskreuzung, deren Ort bei unseren Fällen in sehr verschiedener Höhe liegen kann, je nach dem Grad der vorderen Gabelung. Der Darm zeigt vorn die gleichsinnige Gabelung wie die Rückenorgane; hinten endigt er — anders als beim menschlichen Janus — mit einem einheitlichen After, der aber auch noch Andeutungen der Januskreuzung aufweist. Die Herzen gehören bei ihrer Lage unmittelbar hinter dem Kiemenkorb den beiden Köpfen an und sind immer getrennt. Die Vornieren gehören je nach dem Grad der Trennung der beiden Individualteile zu den Köpfen oder zu den Rücken.

Die symmetrische Ausbildung, wie sie unser Schema zur Grundlage hat, ist bei unseren Tieren, abgesehen vom Hirn und den Sinnesorganen, ebenso selten und vielleicht noch seltener als beim Menschen und den aus dem Tierreich bekannten Exemplaren. An den Anfang der Reihe wollen wir ein Tier stellen, das unserem Schema am nächsten kommt, und werden von da stufenweise zu immer defekteren Formen abwärts gehen, bis wir das andere Extrem erreicht und von dem ganzen einen Rücken nur noch ein rudimentärstes Element eines einzigen Organes, der Medulla, übrig behalten haben. Wir werden dabei die mannigfaltigsten Verschiebungen der Achsen gegeneinander und überhaupt teilweise recht komplizierte Verhältnisse vorfinden. Doch wird es uns nicht schwer fallen, alle Abweichungen zu verstehen, wenn wir sie von unseren typischen schematischen Querschnitten abzuleiten versuchen.

Darstellung der einzelnen Experimente.

Der Schilderung des Endstadiums werde ich immer die protokollarischen Angaben über Experiment und Entwickelung voranstellen, soweit sie für unsere Zwecke von Bedeutung sind.

Triton taeniatus '00, 10.

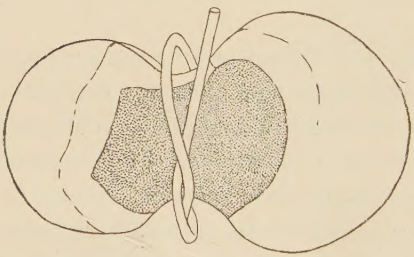
14. IV. Im Zweizellenstadium längs der ersten Furche eingeschnürt.

18. IV. 12.30—1 Nm. An den nebenstehenden Figuren (Textfig. 5*a*—5*d*), die, wie die Lage der Schleifen zeigt, von je zwei entgegengesetzten Seiten hergestellt wurden, sehen wir zwei Kopfenden und die Medullarwülste noch weit offen um den ganzen Keim herumziehen; 7.40 Nm. Wülste immer noch nicht geschlossen, Ligatur gelöst.

19. IV. 7.45 Vm. Sekundäre Medullarwülste fast so stark wie die primären; primäre Augenblasen entwickelt. Das Schwanzende nach der Seite des einen Bauches umgebogen. Medullarrohre verwachsen vielleicht auf der entgegengesetzten Seite von hinten nach vorn miteinander. 8.35 Nm. aus der Hülle genommen.

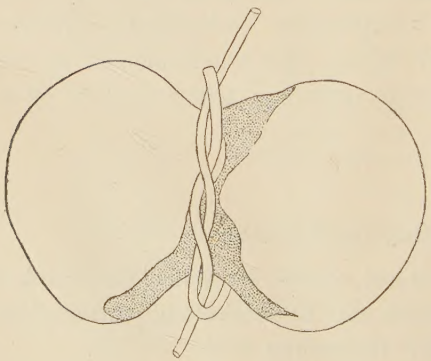
Fig. 5*a*—5*d*. *Trit. taen.* '00, 10. Neurula (18. IV., 12,30—1 Nm.). Vergr. × 27.

Fig. 5*a*.



Ansicht auf die beiden Vorderenden der Medullarplatten; sie sind schon deutlich von Wülsten begrenzt.

Fig. 5*b*.



Ansicht der einen Rückenplatte.

22. IV. 10 Vm. Schwanz leicht gegabelt; Kiemenspalten sichtbar. 6 Nm., bewegt sich lebhaft.

24. IV. Das eine Medullarrohr scheint immer mehr die Oberhand über das andere zu gewinnen. Der Embryo liegt meist mehr oder weniger auf dem schwächer ausgebildeten Rücken. Erste Anlage der Beine sichtbar.

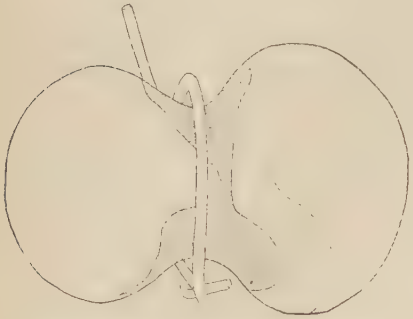
25. IV. 7.30 Vm. konserviert in Perényscher Flüssigkeit.

Ich möchte hier besonders hinweisen auf die Beobachtung, die das Protokoll am 19. IV. 7.45 Vm. vermerkt, daß nämlich »die sekundären Medullarwülste fast so stark wie die primären«, ferner auf die am 24. notierte, daß »das eine Medullarrohr immer mehr die Oberhand über das andere

zu gewinnen scheint«. Mit Hinsicht darauf ist auch der Zusatz interessant, daß »der Embryo meist mehr oder weniger auf dem minder ausgebildeten Rücken liegt«, ein physiologisches Verhalten, das ganz dem morphologischen entspricht. Wir werden später noch auf diese beiden Notizen des Protokolles zurückkommen müssen.

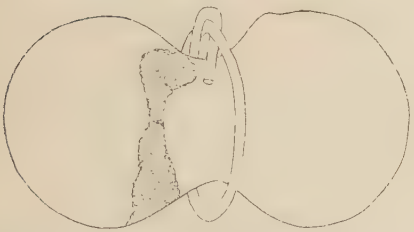
An dem Embryo (Textfig. 6) lassen sich die beiden Köpfe und Rücken deutlich erkennen. Die äußeren Kiemen sind noch je drei

Fig. 5 *c*.



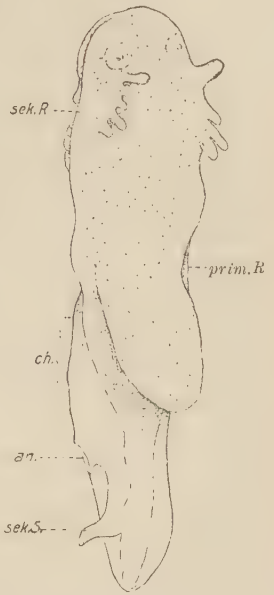
Ansicht der anderen (zweiten) Rückenplatte.

Fig. 5 *d*.



Ansicht der Hinterenden beider Medullarplatten; sie stoßen direkt aneinander. Zwischen ihnen ist die Stelle des geschlossenen Urmundes noch schwach kenntlich.

Fig. 6.



Embryo *Trit. taen.* '00, 10 (25. IV. 7.30 Vm.). Vergr. × 26.
Ansicht auf die eine Ventralseite. *prim.R.* primärer Rücken, *sek.R.* sekundärer Rücken, *sek.S.* sekundäres Schwänzchen, *an.* After, *ch.* bezeichnet den Bereich des sekundären Rückens, in dem Chorda ausgebildet ist.

unverästelte Hautfalten. Der dorsale Flossensaum des sekundären Rückens legt sich nach hinten zu dem primären seitlich an, und das kleine Schwänzchen, in das er ausläuft, findet Anschluß an den Hauptschwanz, an dessen Vorderende ein After liegt.

Fig. 1 zeigt uns eine dorsale Rekonstruktion des Gehirnes und der Hauptsinnesorgane des Kopfes und läßt uns im wesentlichen ein Bild erkennen, wie wir es nach den vorstehenden Schilderungen und den Schemata des Janus erwarten mußten. Die beiden

Köpfe konvergieren etwas nach der sekundären Medulla zu. Wir werden dieses Verhalten auch bei sonst völlig symmetrischen Hirnen durchgehends wiederfinden und es einfach zurückführen können auf das an Umfang mehr oder minder starke Zurückbleiben der sekundären Medulla hinter der primären und auf eine Anpassung an die dadurch bedingten Verhältnisse im Sinne einer Ausnutzung des vorhandenen Raumes. — Wie ich schon oben angedeutet habe, werde ich immer als rechten Kopf den bezeichnen, der rechts von der primären Medulla liegt. Auch die übrigen in gleicher Orientierung wie die Köpfe zur Hauptmedulla befindlichen Organe werde ich zur leichteren Verständigung in diesem Sinne bezeichnen müssen, so also auch etwa von einem linken oder rechten Herzen sprechen, wiewohl wir das nach dem gewonnenen Einblick in die Beziehungen dieser Organe zu den Individualteilen streng genommen nicht tun dürften. — Die Trennung der beiden Köpfe erstreckt sich auf die Vorder- und Zwischenhirne und den vorderen Bereich des Mittelhirnes.

Das rechte Vorderhirn ist völlig symmetrisch, sowohl in seinem inneren Bau als in der äußeren Form, die wir ja an der Oberflächenansicht erkennen, und hat normale Größenverhältnisse. Am Übergang der Hemisphären ins Zwischenhirn liegt beiderseits eine Epiphyse von normaler Größe. Wir sehen weiter zwei normal ausgebildete Augen mit ihren Linsen, von denen das innenständige nur ganz wenig kleiner ist als das außenständige.

Das Vorderhirn des linken Kopfes ist außerordentlich stark entwickelt, bei fast regelmäßiger Gliederung. Die außenständige Hemisphäre ist ein wenig größer als die innenständige und durch ihre kräftigere Ausbildung der gemeinsame Ventrikel des Vorderhirnes (Ventriculus impar) so eingeengt, daß er nur mehr einen breiten Spalt darstellt. Sonst sind seine Ventrikel, also die beiden Ventriculi laterales, normal und untereinander in normaler Verbindung. Auch die Epiphyse ist beträchtlich größer als die des rechten Kopfes und entspricht den Dimensionen des linken Hirnes.

Von den Augen ist am linken Kopf auf der Dorsalrekonstruktion nicht viel zu erkennen, da sie größtenteils verdeckt werden von Teilen des Hirnes. Dagegen zeigt die Rekonstruktion von der Ventralseite (Fig. 2) zwei Augenbecher, die an ihren proximalen Rändern miteinander verschmolzen sind und auf einem gemeinsamen Augenstiel sitzen. Es handelt sich hier um einen cyclopischen Defekt schwächerer Art, ähnlich dem, den Spemann ('04, S. 436 ff. u. Fig. 1 bis 5) genau analysiert hat. Um uns den Bau dieses Doppelauges im

einzelnen verständlich zu machen, greifen wir auf die Verhältnisse am rechten Kopf zurück. Wir sehen da die Augenbecher dem Zwischenhirn in normaler Weise mit ihren Augenstielen aufsitzen. Denken wir uns das Stück Hirn zwischen dem Ansatz der beiden Augenstiele keilförmig ausgeschnitten und den Defekt durch Aneinanderrücken der klaffenden Wände geschlossen, so erhalten wir zwei dicht aneinanderliegende und direkt ventralwärts ziehende Augenstiele und eine Stellung der Augen, wie sie die beiden Komponenten des Doppelauges tatsächlich aufweisen. Um aber ganz das gleiche Bild zu ergeben, müssen die Augenstiele noch zu einem einheitlichen Stiel verschmelzen und die sich berührenden, nach Art des Defektes ventralen Augenbecherteile miteinander. Die dorsal von den fötalen Augenspalten gelegenen Becherränder sind in ihrem ganzen Bereich getrennt. Im großen Ganzen lassen sich diese Verhältnisse schon an dem Oberflächenbild erkennen und werden uns in ihrem Detail bei Betrachtung der Schnitte völlig klar werden. Durchmustern wir sie entsprechend der bisherigen Betrachtung des Totalbildes von ventral nach dorsal, so sehen wir, wie vom ersten Schnitt an, auf dem beide Augen getroffen sind, das Tapetum nigrum des einen ohne Grenze in das des anderen übergeht (Fig. 3). Zwischen die beiden Retinen, deren Grenze man deutlich an einem auf Fig. 3 sichtbaren Streifen Retinapigmentes erkennen kann, senkt sich das Tapetum nirgends ein, sondern zieht, nur ein wenig abgehoben in der Grenzregion, über sie hinweg. Die Retinen selbst sind nur in dem Bereich verschmolzen, der vor dem Pigmentstreifen liegt und nach Lage und Ausdehnung der Umschlagsfalte der Retina- in die Pigmentschicht entspricht; die Retinen lassen da keinerlei Grenze mehr erkennen, ebensowenig die Retinafasern, die den inneren Rand der Doppelretina umsäumen und in sehr guter Ausbildung nach oben, d. h. dorsalwärts sich bis in den gemeinsamen Augenstiel verfolgen lassen. Die verschmolzene Partie der Retinen setzt sich direkt in diesen fort. Auf Fig. 4 sehen wir den Augenstiel schon ganz isoliert von den Augenbechern als dickwandigen Schlauch, an dem sich nur mit Mühe noch ein Lumen nachweisen läßt, das nach oben in den Ventriculus impar des Vorderhirnes übergeht. Die Komponenten dieses Auges sind etwa gleich groß, aber größer als die Augen des anderen Kopfes; ebenso sind ihre Linsen bei sonst gleicher Ausbildung — alle vier Augen haben schon deutliche Linsenfasern — beträchtlich größer als die jener. — Es seien hier gleich die Kieferbogenfortsätze oder Bardelkiemen erwähnt, deren Annäherung oder Verschmelzung mit der der Augen in gleichem

Verhältnis zu erfolgen pflegt (Spemann, '04, S. 573). Sie sind hier kaum merklich genähert.

Wir haben bis jetzt an dem linken Kopf immer die stärkere Ausbildung beobachtet und müssen nun einen Defekt erwähnen, der mit ihr vielleicht in ursächlichem Zusammenhang steht: Zwischenhirn und Infundibulum fehlen nämlich ganz. Wir erkennen das schon an der Ventralrekonstruktion (Fig. 2), und die Schnittuntersuchung bestätigt es.

Von den vier Hörblasen, die bereits völlig abgeschnürt sind, sind die zu Seiten der defekten Augen liegenden wiederum größer als die der anderen Seite, außerdem die beiden innenständigen kleiner als die außenständigen. Einige Schnitte vor den Hörblasen stoßen wir auf eine unterhalb der sekundären Medulla gelegene Zellgruppe, die ein aus rechter und linker Anlage verschmolzenes einheitliches Ganglion darstellt (Fig. 5). Zwischen Vorderhirn und Augenbecher, ihnen wie der Epidermis dicht anliegend, schieben sich die vier Riechgruben ein; die des linken Kopfes sind wieder beträchtlich größer, ihre vorderen Enden liegen in der Mitte des Vorderhirnes dicht aneinander. Bei etwas weitergehender Verschmelzung der Augen hätten wir auch die Riechgruben verschmolzen, und bei noch innigerer bekämen wir eine Erscheinung, wie sie Spemann ('04, S. 437, 445), ebenfalls von einer Tritonlarve, abgebildet hat, und wie wir sie auch vom Menschen kennen, nämlich eine aus zwei Anlagen hervorgegangene Riechgrube in der Mitte über dem cyclopischen Auge. Mit Rücksicht auf die eingehende Abhandlung der infolge Schnürung an Tritonkeimen entstandenen verschiedenen Grade von Cyclopie und ihrer Folgeerscheinungen durch Spemann werde ich künftig auf derartige Bildungen nicht näher eingehen.

Die beiden Medullen sehen wir auf der ventralen Oberflächenansicht (Fig. 2) im Anschnitt mit Centralkanal, Kernsubstanz und Fasersubstanz; die primäre enthält alles in normaler Anordnung. Ventral liegt ihr die Chorda an, ebenfalls im Anschnitt, mit ihrer Spitze nach dem Infundibulum zu gerichtet. Die sekundäre Medulla ist sehr viel kleiner, hat einen kleinen länglichen Centralkanal, und ihre Fasersubstanz erscheint gewissermaßen nach der Mitte zusammengeflossen und aufgestaut. — Vom inneren Bau des Hirnes will ich nur noch erwähnen, daß an der Kreuzungsstelle die innenständigen Mittelhirnwände ziemlich ebenso stark entwickelt sind wie die außenständigen und normale Anordnung der Fasersubstanz zeigen. Dahinter nehmen sie jedoch bald an Umfang ab, bleiben dann aber wieder eine Strecke weit relativ konstant. Diese Verhältnisse kehren

fast durchgehends wieder bei allen Tieren. Näher noch werden wir uns das Hirn an einem der späteren ansehen, wo es fast völlig symmetrisch ausgebildet ist, und wir alles in typischer Weise vorfinden werden.

Wenn wir nun zur Betrachtung der weiteren Achsenorgane übergehen, denen wir in der Folge stets unsere besondere Aufmerksamkeit zuwenden wollen, so glaube ich doch, daß es angebracht ist, auch künftig gelegentlich einen Seitenblick auf andere Organe zu werfen, wenn sie uns in einer für den Janus besonders charakteristischen Ausbildung begegnen. Bei der Schilderung der Achsenorgane sind die des primären Rückens stets als normal anzunehmen, wenn nichts weiter von ihnen vermerkt wird. Der Übersichtlichkeit des Ganzen wird es zustatten kommen, wenn wir, im allgemeinen wenigstens, jedes Organ für sich betrachten.

Im Anschluß an das Hirn soll es zuerst die sekundäre Medulla sein, und da sei gleich vorausgeschickt, daß sie sich hier ununterbrochen deutlich durchverfolgen läßt über den ganzen Rücken bis hinein in das sekundäre Schwänzchen. Von allen Tieren, die wir zu betrachten haben, ist dies der einzige derartige Fall.

Wir haben auf der ventralen Oberflächenansicht (Fig. 2) schon Abweichungen der sekundären Medulla von der primären festgestellt. Die primäre zieht normal gebaut in stetiger Verjüngung durch das Tier hindurch. Anders die sekundäre: sie weist zwar durchgehends alle Bestandteile der primären auf, schwankt aber sehr in deren Ausbildung und in ihren Dimensionen überhaupt. Bis in die Vornierengegend bleibt ihr Umfang sich etwa gleich; ihr Größenverhältnis zur primären wird aber durch deren konstante Abnahme dabei günstiger (vgl. Fig. 2 u. Fig. 7); dann wird aber auch sie kleiner und kleiner, entsprechend ihr Centralkanal, und bald besteht sie nur aus einem ziemlich dünnen, massiven Zellstrang, an dem aber die median gelegene Fasersubstanz immer deutlich bleibt. Diese Strecke ist jedoch nur kurz (etwa 10 Schnitte). Die sekundäre Medulla erreicht dann ziemlich rasch die Größe der normalen und zieht, jetzt nur minimal noch in ihrem Umfang schwankend, stellenweise mit kleinem rundlichen Centralkanal rückwärts. In der Höhe der Fig. 5 hat auch dieser normale längliche Gestalt gewonnen, so daß sich nun beide Medullen in keiner Weise mehr voneinander unterscheiden. Allerdings schwindet der Kanal sehr rasch wieder, und gleichzeitig nimmt die Medulla nun fast stetig ab, ganz wie die primäre. In dieser Weise, als solider Zellstrang, läuft die sekundäre Medulla nun

durch bis an das Ende des sekundären Schwänzchens. Auf den letzten Schnitten durch dasselbe, wo es mehr längs als quer getroffen ist, hebt sie sich nicht mehr scharf ab vom angrenzenden Muskelgewebe; doch zweifle ich nicht daran, daß auch in ihnen noch Medullarsubstanz liegt. Sachlich dürften die paar Schnitte ohnehin gleichgültig sein. Während ihres ganzen Verlaufes ist die Medulla von einer bindegewebigen Membran umhüllt, der häufig noch Pigmentzellen anliegen. Ihre jeweilige Lage erkennt man am besten durch Vergleich der einzelnen Schnittbilder (Fig. 5—13).

Sehr merkwürdig verhält sich die sekundäre Rückenseite bezüglich der Chorda. Wir erinnern uns des kleinen Vorderendes einer Chorda, das auf der ventralen Oberflächenansicht des Gehirnes zu sehen war und der primären Medulla anlag (Fig. 2). An der sekundären fanden wir keine und suchen auch über die Hälfte des Tieres hindurch danach, ohne nur eine Spur von ihr zu finden. Da tritt mit einem Mal in der Grenze zwischen links- und rechtsseitiger Muskulatur ein scharfer, von Bindegewebszellen gebildeter Kontur auf, den die folgenden Schnitte unzweifelhaft als Chordascheide dokumentieren. Wir haben auf den folgenden 25 Schnitten eine Chorda von völlig der gleichen Form und dem Entwickelungsgrad wie auf dem primären Rücken (Fig. 11*a*). Sie ist nur kleiner als diese und hat etwa ein Viertel, zum Teil sogar ein Drittel und mehr ihres Umfanges. Während ihres ganzen Verlaufes liegt sie zwischen Darm und Medulla, und zwar weit von dieser ab; Fig. 10 und 11 gibt ein ganz klares Bild ihrer Lage. Hinter den 25 Schnitten ist keine Spur mehr von ihr. Ich will hier gleich hinzufügen, daß dieser Embryo der einzige ist, bei dem überhaupt Chorda im Verlauf des sekundären Rückens ausgebildet ist. Wir werden sonst höchstens eine kurze Gabelung der Chorda an ihrem Vorderende beobachten.

Muskulatur finden wir am sekundären Rücken schon im Bereich der Hörbläschen. Sie ist da auf den vorderen Schnitten seitlich dem linken Hörbläschen angelagert — stets von der primären Medulla aus betrachtet, auf den Figuren, welche die Schnitte von vorn gesehen darstellen, natürlich immer umgekehrt — und geht auf den benachbarten nach rückwärts über in eine, die ventral, d. h. quer unter den beiden Hörbläschen liegt und auf der normalen Seite der Muskulatur entspricht, die rechts und links an die Chorda anschließt. Sie ist hier verschmolzen, was ja bei dem Fehlen einer Chorda nicht weiter Wunder nimmt. Nach drei Schnitten hört diese Muskulatur schon auf. Die der Hörblase anliegende war ja Seitenmuskulatur,

und sie finden wir auf den weiteren Schnitten auch wieder. Zunächst ist sie nur in wenigen Zellen der Medulla angelagert, auch wieder nur links, wird aber schon nach etwa 15 Schnitten stärker und gewinnt die regelmäßige Anordnung der normalen. Eine Strecke weit ist sie dann wieder weniger gut ausgebildet, bald jedoch wieder sehr schön, und zwar in der Gegend der Vornieren (Fig. 6). Wir haben dieses Schwanken auch bei der Medulla beobachtet und wollen es hier schon als eine allgemein wiederkehrende Erscheinung der Organe der sekundären Rückenseite registrieren. Bisher hatten wir nur links die Seitenmuskulatur. Zugleich mit den Vornierenkanälchen des sekundären Rückens tauchen nun auch rechts Spuren davon auf, die sich bald vergrößern; wir erkennen sie sehr deutlich bereits auf Fig. 7, die die zwei ersten Vornierentrichter zeigt. Sie verschwindet aber wieder ebenso allmählich, sobald wir aus der Vornierengegend herauskommen (Fig. 8) und tritt erst nach etwa 25 Schnitten neu auf, und zwar verschmolzen mit der der linken Seite, die inzwischen immer mächtiger geworden ist und jetzt schon der der normalen Seite wenig an Stärke der Ausbildung nachsteht. Die rechtsseitige Muskulatur nimmt nun von der Medianlinie nach außen immer mehr zu und umschließt mit der linksseitigen bald die ganze Medulla seitlich und ventral, wie es die Fig. 10 zeigt. Die beiden Komponenten haben ganz normale Form, und ihr Gewebe unterscheidet sich in nichts mehr von der Muskulatur der primären Seite. Durch die Anordnung der Kerne lassen sie sich auch gegeneinander abgrenzen, ohne daß aber eine eigentliche, scharfe Grenze vorhanden wäre. Nur im vorderen Bereich glaubt man zwischen ihnen gelegentlich ein oder die andere Bindegewebszelle zu erkennen. Fig. 10 zeigt uns einen Schnitt, auf dem Muskulatur und Medulla auf beiden Rücken fast ganz gleich stark ausgebildet sind, zwischen der Muskulatur des sekundären die vorerwähnte Chorda. Die Bauchseiten sind genau, die Rückenseiten annähernd opponiert. Die durch Medulla und Chorda gelegten Ebenen der letzteren fallen zwar nicht zusammen, laufen aber fast parallel. In der Folge dreht sich die Medianebene der sekundären Rückenseite derart, daß sie mit der der primären einen nach links offenen stumpfen Winkel bildet, wie es die folgende Figur (11) zeigt. Wir können also von hier ab nach hinten in ähnlichem Sinne wie bei den Köpfen den einen Darm als innen-, den anderen als außenständig bezeichnen, ebenso die Muskulatur, deren innenständige Teile an ihren ventralen Flächen hier unmittelbar ineinander übergehen. Mit dem Verschwinden der Chorda verschmilzt dann auch die außenständige

Muskulatur des sekundären Rückens mit der innenständigen des primären (Fig. 12). Von der Aftergegend an gehören zu der sekundären Medulla nur noch immer spärlicher werdende Spuren von Muskulatur. Doch finden wir im hinteren entsprechenden Teil des Hauptschwänzchens genau das gleiche Verhalten, so daß wir das sekundäre Schwänzchen als normal gebaut bezeichnen müssen.

Der Durchbruch der beiden Mundbuchten ist noch nicht erfolgt. Wie die geringe Trennung der Köpfe erwarten läßt, ist der Darm nur auf einer kleinen Strecke gegabelt. Von der Vereinigungsstelle an besteht er in einer beiden Individualteilen in gleicher Weise angehörenden Anlage. In der Kiemengegend buchtet sich der Darm an seinen vier peripherstenEnden zu den Kiemenfalten aus. Nach dem primären und ebenso nach dem sekundären Rücken zu laufen in durchgehends ziemlich gleicher Ausbildung an außen- und innenständiger Seite fünf Paar solcher Falten, — außenständig, das heißt also dem primären Rücken zugewandt, innenständig dem sekundären —. Entsprechend verhalten sich die Kiemenbogen mit Ausnahme des dritten innenständigen der rechten Seite: von ihm sind nur Spuren da. Die äußeren Kiemen dieser Seite sind sogar alle drei wesentlich kleiner als die der linken innenständigen, was gleich mit erwähnt sei. Auch hier ist also die linke Hälfte die vollkommenere.

Hinter dem Kiemendarm treffen wir auf die Leberanlagen (Fig. 6), die noch einfache Ausstülpungen des Darmes darstellen und mit ihm durch je einen breiten Leberstiel in Verbindung stehen. Die Lebern sind einander genau opponiert und gleich gut ausgebildet. Bisher hatte der Darm immer ein Lumen; hinter den Lebern schwindet es allmählich, und wir finden bald einen massiven Dotterdarm. Gelegentlich taucht wohl noch ein winziges Lumen auf, ein größeres nur in demselben Bereich, wo die sekundäre Chorda ebenfalls gut entwickelt ist. Auch dies verschwindet aber wieder, und erst gegen den After zu treten neue Lumina auf. Das eine sehen wir auf Fig. 11: es mündet auf jeder Seite ein Vornierengang ein, einer der primären und einer der sekundären Rückenseite, genau wie es unser Schema fordert. Wir haben somit hier den einen — linken — Enddarm vor uns. Sein Lumen geht jedoch nicht in einen After über, sondern bildet einen zehn Schnitte umfassenden Blindsack. Fig. 14 bildet einen 22 Schnitte rückwärts gelegenen Schnitt ab mit einem After, der zur rechten sekundären Ventralseite gehört; in ihn mündet links der rechte Vornierengang des primären Rückens ein; drei Schnitte nach vorn (Fig. 13) geht entgegengesetzt davon ein Kanälchen in das

Darmentoderm über, der zugehörige Vornierengang des sekundären Rückens. Der After hat normales Aussehen. Wir haben es hier sicher mit einem gegabelten Enddarm zu tun, von dem der eine Teil nur des Afters entbehrt.

Ein wohlausgebildetes Mesenterium auf der sekundären Rückenseite, das sich in nichts von dem des primären Rückens unterscheidet, zeigt uns Fig. 7. Nach vorn von dieser Stelle werden die Leibeshöhlenhälften durch einen sich zwischen sie drängenden Darmteil mehr und mehr voneinander getrennt, so daß wir da von einem Mesenterium nicht mehr sprechen können (Fig. 6). Die Leibeshöhlen selbst sind aber noch sehr deutlich und gehen ganz normal weiter nach vorn, gleichzeitig mit je einer zum primären Rücken gehörigen Leibeshöhlenhälfte, kreuzweise über in je einen Herzbeutel, in der für den Janus typischen Art. Nach rückwärts von dem Schnitt der Fig. 7 ist das sekundäre Mesenterium in der gleich schönen Ausbildung auf sieben weiteren Schnitten vorhanden; dann wird es undeutlich, weil der Darm sich wieder mehr vorwölbt und die Leibeshöhle dadurch zusammenpreßt und auf ein Minimum reduziert. Auf der primären Rückenseite ist es indessen genau ebenso; ja, wir haben sogar auf der sekundären vor und an dem zweiten Vornierentrichter auf vier Schnitten wieder eine ganz deutliche Leibeshöhle und ein Mesenterium, wo beide auf der primären Seite schon ganz unkenntlich geworden sind (Fig. 8). Weiter nach hinten zu ist auf keiner Seite mehr eine eigentliche Leibeshöhle vorhanden; ihre Blätter sind durch den Dotterdarm so eng aneinander gedrückt auf diesen jungen Stadien, daß wir über ihren weiteren Verlauf jedenfalls nichts mit Sicherheit eruieren können.

Vorniere und Vornierengänge der primären Rückenseite sind, wie es für alle Organe dieser Seite fast ohne Ausnahme stets zutrifft, in ihrem Bau und Verlauf normal. Auch hinsichtlich dieses Organes zeichnet sich die sekundäre Rückenseite des Tieres vor allen folgenden aus. Es ist an ihr jederseits eine Vorniere ausgebildet, ebenso zwei Vornierengänge, die in die entsprechenden Enddärme münden. Der einzig wesentliche Defekt, der vorhanden ist, besteht in einer Unterbrechung des rechten sekundären Vornierenganges. Sehen wir uns die Verhältnisse etwas genauer an und kehren zurück zu Fig. 7: am primären Rücken sind eine Anzahl Vornierenkanälchen getroffen, und am sekundären erkennen wir rechts und links von einem Mesenterium die Anschnitte zweier Vornierentrichter, die bisher unerwähnt blieben. Der linke liegt direkt der Muskulatur an

und ist beträchtlich größer als der rechte, der auf die Medulla zuläuft. Öffnung in die Leibeshöhlen und Fortsetzung in die Kanälchen sind deutlich zu erkennen. Auf den folgenden Schnitten treffen wir dann überall die Vornierenkanälchen und sieben Schnitte hinter den ersten Trichtern rechts einen zweiten, etwas stärker, als der erste dieser Seite war, nach noch weiteren fünf den zweiten der linken Seite, ungefähr so gut ausgebildet, als es die der normalen sind. Wie die Trichter der rechten Seite kleiner sind als der linken, so läßt auch die geringere Zahl der Querschnitte von Kanälchen rechts auf eine nicht so ganz vollkommene Ausbildung der Vorniere schließen. Bei der Muskulatur dieser Seite haben wir ja das gleiche beobachtet. Auf dem Schnitt (Fig. 8), der durch den zweiten linken Trichter geht, sehen wir links noch die Anlage eines Beinchens, die rechts auch fehlt. Das sei nur nebenbei erwähnt. — Die Strecke, über die sich die sekundären Vornieren ausdehnen, ist ebenso groß wie die der primären und liegt mit ihr in fast gleicher Höhe, höchstens drei bis vier Schnitte nach rückwärts verschoben. Auf Fig. 9 erkennen wir dann die beiden Vornierengänge, den linken wiederum stärker ausgebildet, fast denen des normalen Rückens gleich kommend, zwischen Muskulatur, Darm und der Anlage des Beinchens, den kleinen rechten ziemlich dicht der Muskulatur anliegend. Der Schnitt dieser Figur ist nur drei Schnitte hinter dem der vorigen gelegen. In den weiteren 15 Schnitten finden wir noch beide in ungefähr der gleichen Weise überall wieder. Dann wird der rechte undeutlich und endigt im Bindegewebe; durch wenige Schnitte läßt sich ein gegen das umliegende Gewebe ziemlich abgegrenzter Zellstrang verfolgen, der wohl sein vorderes blindes Ende darstellt. Erst weit hinten, nur 20 Schnitte vor seiner Mündung (Fig. 13), taucht er als feines Kanälchen wieder auf (Fig. 10). Auf der weiten Strecke zwischen dem vorderen und hinteren Teil dieses Ganges fehlt jede Spur eines Verbindungsstückes. Beide sind völlig voneinander getrennt. Wir müssen auf diesen Befund, zu dem wir noch Gegenstücke finden werden, später zurückkommen.

Die übrigen drei Vornierengänge laufen in normaler Weise durch das Tier. Den Mündungen der vier Gänge in den blinden bzw. den durchgängigen Enddarm sind wir bereits bei der Betrachtung des Darmes begegnet, s. Fig. 11, 13 und 14.

Herzen und Gefäßsystem will ich nur kurz charakterisieren. Wir haben hier auch insofern einen selten schönen Fall, als der Embryo zwei genau opponierte Herzen (Fig. 5) besitzt, die beide völlig normal sind; sonst ist häufig das eine invers oder defekt. Das

rechte Herz ist kaum bemerkenswert größer als das linke, der einzige Unterschied zwischen beiden. Die Trunci geben in normaler Weise jederseits drei Kiemengefäße ab, von denen die innenständigen teilweise etwas schwächer entwickelt sind; die vierten Kiemenarterien sind auf diesem Stadium noch nicht ausgebildet. Alle Arterien lassen sich durch die Kiemenvenen hindurch in die Aortenwurzeln verfolgen; während sich die außenständigen zur Aorta vereinigen, werden die innenständigen (Fig. 5) immer kleiner und kleiner und lassen sich zuletzt nicht mehr deutlich erkennen. Jedenfalls habe ich auf der sekundären Rückenseite kein Gefäß durchverfolgen können, das sich mit Sicherheit als Aorta ansprechen ließe, wenn auch gelegentlich, wie z. B. Fig. 6 u. 11, Gefäßlumina auftauchten, die sehr wohl Rudimente einer Aorta sein können. In die Sinus venosus der Herzen münden die großen Venen, je ein Ductus Cuvieri von der primären und je einer von der sekundären (Fig. 6) Rückenseite und von hinten her je eine Vena omphalo-mesenterica. Durch die Duplicität dieser Vene (Fig. 7) wird am verschmolzenen Teil des Darmes schon ohne weiteres die doppelte Anlage hier wie in anderen Fällen sehr schön erkenntlich. Bei Fig. 5 möchte ich noch hinweisen auf die Zellgruppe, die zwischen sekundärer Medulla und Aortenwurzeln liegt und die miteinander verschmolzenen Ganglien darstellt.

Zwischen der eben betrachteten Larve und den folgenden müssen wir, wenn wir die Gesamtentwickelung des sekundären Rückens in den Vordergrund stellen, eine scharfe Grenze ziehen, wiewohl wir zwar von den einzelnen Organen schöne Übergangsstadien zu immer geringerer Ausbildung finden werden. Dabei wird uns auffallen, mit welcher Energie und Unabhängigkeit gewisse Organanlagen ihre Entwickelung durchzusetzen wissen. Ehe wir aber weiter gehen, erscheint es mir angebracht, wenn wir uns kurz noch einmal die charakteristischen Momente an dem Bau dieses Embryos vergegenwärtigen. Ganz typisch für den Janus ist der Bau des Centralnervensystems. Der geringen Unregelmäßigkeit des Hirnes infolge der Cyclopie kommt in diesem Zusammenhang wenigstens keine prinzipielle Bedeutung zu. In der Rumpfgegend gleicht sich der Defekt der linken Ventralseite mehr und mehr aus, s. Fig. 5, 6, 7 u. 10. Die Ventralseiten sind von dem Herzen an völlig einander gleich, bis etwas hinter Fig. 11. Dort setzt auf der gleichen Seite wie vorn, also links, der Defekt wieder ein: dem linken Enddarm fehlt der After. Am sekundären Rücken haben wir eine Medulla bis in die Schwanzspitze hinein, auf einer Strecke Chorda, fast in seiner ganzen Ausdehnung Muskulatur,

endlich Vornieren und Vornierengänge, von denen einer eine Strecke weit unterbrochen war, und endlich ein Mesenterium. In der ganzen Rumpfgegend stehen Haupt- und Mediansymmetrieebene annähernd aufeinander senkrecht, und im Aufbau der einzelnen Organe ist durchweg streng das eingangs gegebene Schema verwirklicht. Atypisch ist das Tier dagegen nur hinsichtlich des Afters und des sekundären Schwänzchens.

Um beide Organe in ihrer Abweichung besser analysieren zu können und gewissermaßen als Ergänzung des sonstigen typischen Baues des vorstehenden Embryos schließen wir hier als zweiten Fall den der Textfig. 10*a* und 10*b* an, dessen regelrechter Bau namentlich auch in der Schwanzregion sofort in die Augen springt.

Triton taeniatus '01, 11.

26. IV. längs der ersten Furche eingeschnürt.
28. IV. 11.15 Vm. liegt genau unter der Ligatur ein halbkreisförmiger Urmund.
30. IV. 3.10 Nm. Zwei ziemlich gleich große Vorderenden; primäre und sekundäre Medulla angelegt; Wülste geschlossen. In diesem Stadium wurde die Ligatur gelöst.
5. V. 10.40 Vm. Aus den Hüllen genommen und am 6. V. 9.15 Vm. konserviert in Perényscher Flüssigkeit.

Das Endprodukt geben die Fig. 10*a* und *b* wieder, in Ansichten von der rechten Seite und etwas von vorn und dem primären Rücken. Auf der ersteren sehen wir zwischen den Kiemenanlagen sehr schön das eine Herz durchscheinen und vom Beginn des zweiten Drittels des Tieres den sekundären Rücken sich deutlich von den Dotterdärmen abheben. Er ist in eine Rinne zwischen sie eingelassen und endigt mit einem Schwänzchen. Beide, Rücken und Schwänzchen, sind genau opponiert. Auf der zweiten Figur erkennen wir infolge des durchscheinenden Ventrikels, wie sich die beiden Köpfe in ihrem Hirnteil aufbauen, wie die primäre Medulla sich gabelt und die außenständige Hälfte eines jeden Hirnes liefert, und die sekundäre von der entgegengesetzten Seite in gleicher Weise die innenständigen Teile aus sich hervorgehen läßt; das Bild ist noch direkt beziehbar auf die jüngeren Stadien mit offenen oder geschlossenen Medullarwülsten (s. Textfig. 9 u. Textfig. 11*a*—11*d* auf S. 140/141). Hinter den Kiemenstummeln treten die außenständigen Vornierenregionen sehr scharf vor.

Wie es diese Figuren schon erwarten lassen, ist das Hirn, wenn wir von dem geringen Größenunterschied, den das rechte vor dem

linken hat, absehen, sehr symmetrisch gebaut, jedes einzelne sowohl in sich wie die Doppelbildung als Ganzes (Fig. 15). Die Verschmelzung beider Hirne und der Abgang der sekundären Medulla erfolgt im Bereich der Hinterhirne. Die innenständigen Hörblasen liegen beiderseits der Basis der Medulla an und sind nur wenig kleiner als die außenständigen. — Augen und Riechgruben verhalten sich wie an normalen Köpfen.

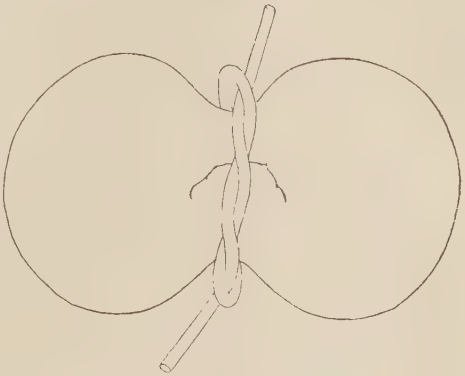
Die Chorda ist wie bei einer gewöhnlichen Duplicitas anterior gegabelt und reicht beiderseits fast an das Infundibulum heran. Zwischen ihren Enden befindet sich verschmolzene innenständige Muskulatur.

Unser Interesse wendet sich zunächst wieder dem sekundären Rücken zu. Die sekundäre Medulla verläuft etwa durch die Hälfte des ganzen Tieres und stets in der Medianlinie. In ihrem vorderen Teil hat sie ein kleines Lumen, das nach und nach schwindet; gleichzeitig nimmt sie selbst stetig an Umfang ab und endigt schließlich als dünner, solider Zellstrang.

Es erscheint mir vor-

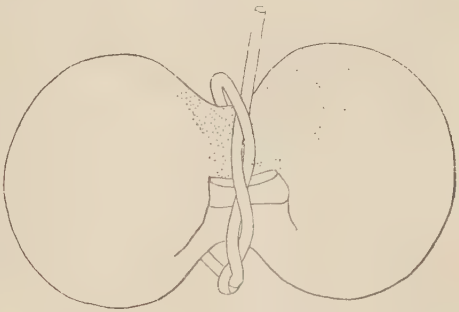
Fig. 7—9. *Trit. taen.* '01, 11. Vergr. × 27.

Fig. 7.



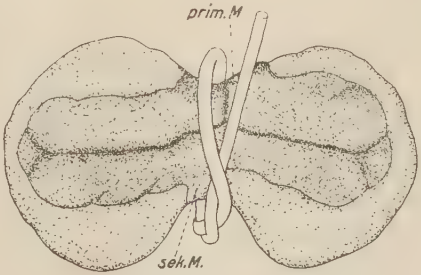
Gastrula (28. IV. 11.15 Vm.).
Urmund ohne jegliches Zeichen einer Verdoppelung.

Fig. 8.



Gastrula (29. IV. 10.30 Vm.)
mit schwacher Andeutung der Medullarplatte.

Fig. 9.



Neurula mit völlig geschlossenen Wülsten (30. IV. 3.10 Nm.).
Ansicht auf die beiden Kopfenden. Bei *prim.M.* bzw. *sek.M.* Übergang derselben in die primäre bzw. sekundäre Medulla.

teilhafter, diesmal Vorniere, Muskulatur und Leibeshöhle zusammen zu betrachten. Einige Schnitte vor Fig. 16, etwa acht, liegen der Medulla, ventral sie umfassend, Spuren von Muskulatur an, die aber rechts mit dem Auftauchen der Vornierenkanälchen gleich wieder

Fig. 10 *a*. Fig. 10 *b*.

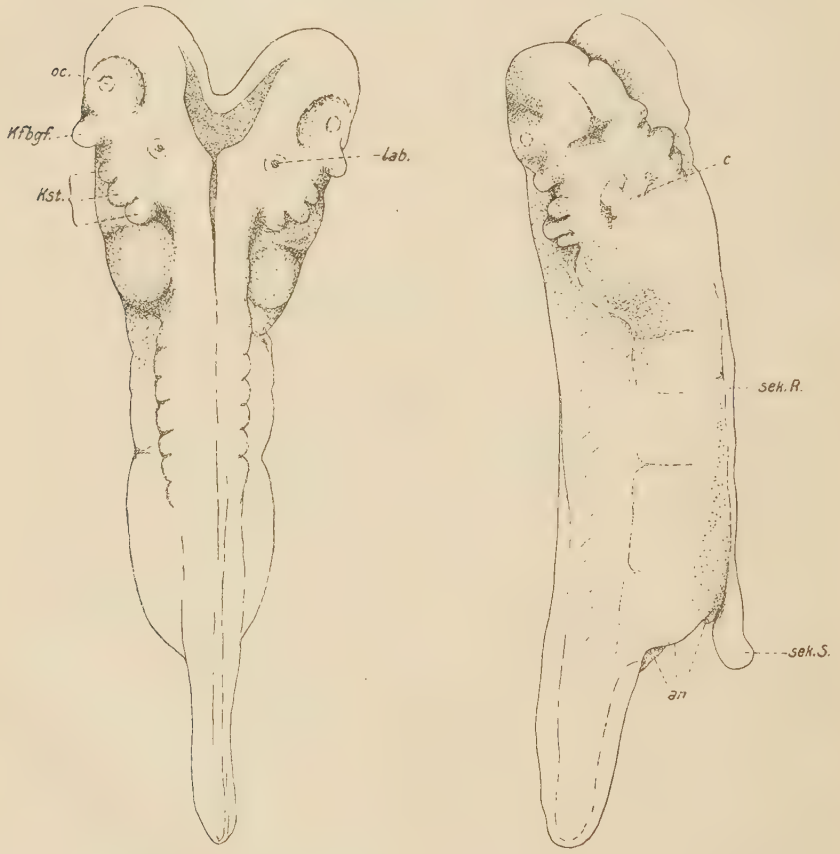


Fig. 10 *a* und 10 *b*. Embryo *Trit. taen.* '01, 11 (5. V. 10.40 Vm.). Vergr. $\times$ 27.
Fig. 10 *a* Ansicht des primären Rückens, Fig. 10 *b* Ansicht der einen (rechten) Ventralseite.
an. After, *c.* rechtes Herz (durchscheinend), *Kfbgf.* Kieferbogenfortsatz, *Kst.* Kieferstummel, *sek.R.* sekundärer Rücken, *sek.S.* sekundäres Schwänzchen, *lab.* Hörblase.

verschwinden und ebenso drei Schnitte weiter ihnen links weichen müssen. So besteht auf der angegebenen Figur der ganze sekundäre Rücken nur aus der Medulla und den sie umgebenden Vornierenkanälchen. Ventral von den beiden nur mit ihren Wänden verschmolzenen Därmen, an dem rechten etwas aus der Medianlinie hinausgerückt, sehen wir ein wohlausgebildetes Mesenterium in-

mitten zweier deutlicher Leibeshöhlen, links dicht bei dem Mesenterium einen Vornierentrichter, der nach vorn zu — die Kanälchen reichen von hier sechs Schnitte weit in der Richtung — übergeht in den rechts vom Mesenterium gelegenen Teil der Vorniere. Das dicht neben diesem Trichter angeschnittene Kanälchen und mit ihm die ganze linke Vorniere stehen ähnlich durch einen sechs Schnitte rückwärts gelegenen Trichter mit der Leibeshöhle, und zwar einer einheitlichen, in Verbindung (Fig. 17). Das Mesenterium war nur auf vier Schnitten vorhanden und ist hier (Fig. 17) schon völlig geschwunden. Die Leibeshöhle geht noch etwa zehn Schnitte nach hinten; dann liegen Darm und das Gewebe des sekundären Rückens eng aneinander. — Zwei der Kanälchen auf Fig. 17 fallen durch ihren großen Durchmesser und ihre dünnere Wand auf und stellen durch Secretstauung veranlaßte Auftreibungen dar. Jedenfalls endigen die beiden Vornierengänge, die schließlich in ganz normaler Gestalt aus diesen Blasen hervorgehen, zehn Schnitte hinter der Medulla blind. Daß wir es hier mit zwei, allerdings defekten Vornieren zu tun haben, dürfte kaum fraglich sein; nur bleibt es rätselhaft, wie der vordere Trichter, der zur rechten Vorniere gehört, links vom Mesenterium zu liegen kommt.

Wir hatten gesehen, daß die Muskulatur beim Auftreten der Vornierenkanälchen geschwunden war. Schon auf dem Schnitt der Fig. 17 tritt sie aber links von der Medulla ganz spärlich wieder auf und wird weiterhin etwas mächtiger. Gleichzeitig erscheinen auch rechts Spuren. Indessen sind diese Zellen so wenig differenziert, daß ihre Art einwandfrei nicht festzustellen ist. Sehr deutlich, so wie auf der primären Rückenseite fast, ist jedoch der Muskelcharakter weiter hinten bei der Zellgruppe, die wir auf Fig. 18 zwischen Vornierengängen und Medulla liegen sehen, ausgeprägt, sonderbarerweise allerdings nur auf der mittleren Strecke ihres Verlaufes. Zu Beginn — beim Schwinden der Leibeshöhle — und ebenso am Ausgang, schon eine ganze Anzahl von Schnitten vor dem Ende der Vornierengänge, sind diese Zellen kaum von den Entodermzellen zu unterscheiden; trotzdem müssen auch sie ihrer Anlage nach Muskelzellen sein und sind wohl nur in der Differenzierung zurückgeblieben. Elf Schnitte hindurch, hinter den blinden Enden der Vornierengänge fehlt jede, auch die kleinste Spur eines sekundären Rückens, und der Darm gewinnt — abgesehen von der doppelten Darmdottervene — ein ganz einheitliches Aussehen (Fig. 19). Dann wird er aber durch sich keilförmig einschiebendes Rückenmaterial in der Mitte wieder zurück-

gedrängt (Fig. 20). Auch hier kann es sich wohl nur um in der Entwickelung zurückgebliebene Muskelanlage handeln; sie wird nach hinten zu in ihrem Bau ganz typisch und endigt erst in dem sekundären Schwänzchen, das sie ganz erfüllt (Fig. 21).

Die beiden Vorderdärme sind gleich gut ausgebildet und getrennt bis in die Höhe der Leberanlagen. Die Vereinigung ihrer Lumina liegt zwei Schnitte hinter dem der Fig. 16, gerade da, wo die Lumina der beiden Leberstiele in das Darmlumen übergehen. Auch in der Folge tritt durch die Art, wie sich der sekundäre Rücken zwischen den verschmolzenen Darm einkeilt, seine Duplicität sehr schön hervor, ganz abgesehen von seiner Breite und der Zweizahl der Vena omphalo-mesenterica (Fig. 18–20). — Hier seien die Verhältnisse der Herzen gleich eingeschaltet: sie sind beide normal ausgebildet, jedoch ist das linke invers. Um auf den Darm wieder zurückzukommen, so nimmt der Enddarm die beiden Vornierengänge der primären Rückenseite auf. Der After beginnt unter dem sekundären Schwänzchen und endigt unter dem primären, wobei er so klafft, daß seine Öffnung die Breite der ganzen hinteren Fläche einnimmt (Textfig. 10*b*).

Um die eigenartigen Verhältnisse dieses Afters zu verstehen, gehen wir am besten von den normalen aus. Der After entsteht unter der Schwanzknospe an der Stelle des Urmundes und gestaltet sich so, daß vorn die Säume des Afterspaltes am Hinterende der Medianlinie des Bauches anschließen, während sie hinten in den ventralen Flossensaum des Schwanzes übergehen. Durch diese beiden Punkte ist der After gewissermaßen fixiert. Beim Janus erhöht sich natürlich ihre Zahl auf vier: je einer liegt unter den beiden Schwänzen und je einer am Hinterende der Medianebene der Bäuche. Die Verbindungslinien dieser auf der dorsalen bzw. ventralen Medianebene einander gegenüberliegenden Punkte ergeben eine Rautenfigur, wie sie nach den eingangs gegebenen Erklärungen des Janus als Begrenzung des Afters zu erwarten ist. So ist der After mit seiner außerordentlichen Ausdehnung bei dem vorstehenden Tier aufzufassen. Der tatsächliche Befund fällt vollständig mit den Forderungen des Schemas zusammen. Wir können z. B. auf der Fig. 41, einer rekonstruierten Oberflächenansicht der After- und Schwanzregionen eines in dieser Hinsicht mit dem unserigen ganz identischen Tieres, deutlich die vier Zipfel noch erkennen, in die der After in Richtung auf die vier Punkte zu ausgezogen ist; er wird uns noch in älteren Stadien begegnen und beschäftigen. Somit haben wir auch beim After ganz

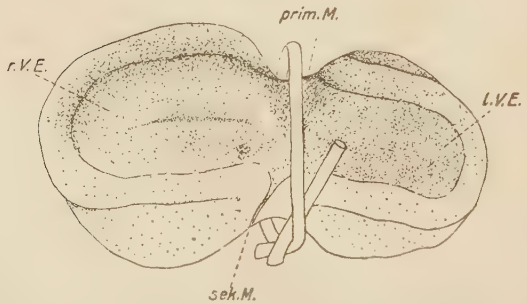
die kreuzweise Anordnung wie bei den anderen Organen; man vergleiche mit ihm nur die Kreuzungsventrikel der Fig. 55 und 69. Das Prinzip ist hier wie dort das gleiche. Während es aber etwa beim Hirn oder den Leibeshöhlen schon ihrer Größe wegen ohne weiteres klar zu erkennen ist, wird es natürlich bei einem so kleinen ungegliederten Organ wie dem After, zumal in seiner centralen Lage, nicht immer auf den ersten Blick offenbar. Aber selbst dann läßt sich seine Verwirklichung immer noch unschwer nachweisen.

Neben dieser beim typischen Janus mit den opponierten Schwänzen zu erwartenden Afterform kommt mindestens ebenso häufig eine andere vor, die wir schon bei dem an erster Stelle geschilderten Fall kennen lernten, wo das sekundäre Schwänzchen seitlichen Anschluß an den Hauptschwanz gewonnen hat, und der Wurzel des letzteren ein einheitlicher, normal gestalteter After anliegt. Sowohl im typischen wie in diesem letzteren atypischen Fall läßt sich die jeweilige Entwickelungsrichtung bereits frühzeitig erkennen, schon auf dem Stadium der Medullarwülste. In deren Orientierung zueinander liegt gleichzeitig die Erklärung für dieselbe. Läuft nämlich primäre und sekundäre Medullarplatte in einer Geraden aufeinander zu, so wachsen an den Enden derselben die Schwanzknospen aus, und diese fassen zwischen sich die gemeinsame Afteranlage. So stellt sich der ganz natürliche Verlauf der Entwickelung im typischen Fall dar; vgl. Textfig. 13*b* und 13*c* S. 154/155. Ich muß hier auf einen späteren, mit dem unserigen in dieser Hinsicht identischen Embryo verweisen, da von ihm leider eine Zeichnung des betreffenden Entwickelungsstadiums fehlt. — Der atypische Fall nun kommt dadurch zustande, daß im Neurulastadium die beiden Medullarplatten einen größeren oder kleineren Winkel miteinander bilden. Infolgedessen verschmelzen die innenständigen Teile der Schwanzanlagen miteinander; dadurch wird die Afteranlage auf die eine Seite gedrängt und gerät an die Wurzel des Hauptschwanzes. Ihm seitlich ansitzend findet sich dann als das Entwickelungsprodukt der sekundären Schwanzanlage ein zweiter Flossensaum, der dem Anschluß an den Hauptschwanz bzw. an dessen Achsenorgane zweifellos die bessere Ausbildung, seine straffe, elegante Form verdankt, die er vor dem opponierten Schwänzchen voraus hat; vgl. Textfig. 6, 12, 10*b* und 15. Auch für die Entwickelung des atypischen Falles muß ich auf einen späteren identischen Embryo verweisen, Textfig. 11*d*, da auf der Textfig. 5*d* die Abweichung der Medullen von der Geraden nur wenig deutlich ist. Doch war auch in diesem Falle schon nach 18stündiger Weiterentwickelung ihre Verwachsung ange-

deutet. Wir müssen hier einen Blick auf die Darmverhältnisse werfen. Im typischen wie atypischen Fall haben wir nach Verschmelzung der Vorderdärme einen Darm mit — soweit es schon ausgebildet ist — durchweg einheitlichem Lumen, das hinten in den verschmolzenen bzw. einheitlichen After übergeht (Fig. 17—21 und Fig. 30—35). Dabei macht die gemeinsame Darmanlage, besonders in ihren hinteren Teilen, meist den Eindruck einer einfachen, und nur an der Zweizahl der ihr entlang ziehenden Vena omphalo-mesenterica bleibt ihre Duplicität noch erkenntlich. Im atypischen Fall muß gleichzeitig mit der Anlage des Afters auch der ganze Enddarm nach der einen Seite verschoben werden. Dies ist auch durchweg der Fall, ausgenommen das erste Tier, bei dem der Enddarm gegabelt war und die innenständigen Vornierengänge in seine blind endigende linke Hälfte einmündeten. Dies völlig abweichende Verhalten findet wohl am ehesten seine Erklärung darin, daß bei dem Keim trotz der außerordentlich starken Schnürung (Textfig. 5*a* und 5*d*) eine im Vergleich zu ihr nur minimale Trennung der Vorderenden erfolgte, und daß dies Mißverhältnis durch Spaltung eines kleinen Teils des Enddarmes dann seinen Ausgleich fand. Der Fall erinnert sehr an einen von Spemann ('03, S. 615) geschilderten, wo neben ebenfalls schwacher vorderer Verdoppelung eine Duplicitas posterior hinsichtlich des Enddarmes vorlag. — Das eben geschilderte Verhalten der Medullarwülste und die daraus resultierenden Entwickelungsweisen wurden noch in einer großen Anzahl von Fällen beobachtet. Aus ihnen ergibt sich, daß bei unseren Tieren das opponierte wie das seitliche sekundäre Schwänzchen genetisch völlig gleichwertige Gebilde sind.

Fig. 11*a*—11*d*. *Trit. taen.* '00, 11. Neurula (17. IV. 8.30—9.30 Nm.). Vergr. × 27.

Fig. 11 *a*.



Ansicht auf die beiden Kopfenden der Medullarplatten. *r.V.E.* rechtes Vorderende, *l.V.E.* linkes Vorderende, *prim.M.* bzw. *sek.M.* primäre bzw. sekundäre Medullarplatte.

Wir gehen in unserer Darstellung der einzelnen Fälle weiter, ohne Rücksicht auf typisches oder atypisches Verhalten der Schwänze, nur in Verfolgung unseres Einteilungsprinzipes der stetigen Abnahme in der Ausbildung des sekundären Rückens.

Triton taeniatus '00, 11.

14. IV. Im Zweizellenstadium längs der ersten Furche eingeschnürt. — Die nebenstehenden Figuren geben das Bild des Keimes 3 Tage nach der Schnürung wieder (17. IV. 8.30—9.30 Nm.).

18. IV. Ligatur gelöst; Medullarrohre geschlossen, ganz wie es nach den Zeichnungen vom 17. IV. zu erwarten war.

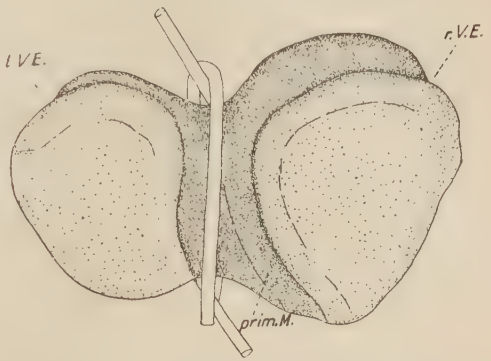
19. IV. 7.45 Vm. Verwachsung.

23. IV. 5 Nm. Aus den Hüllen genommen.

24. IV. 7.20 Vm. Der Embryo nähert sich mehr und mehr einem relativ normalen Aussehen, indem das stärkere Medullarrohr und der rechte Kopf die Form bestimmen. — 7.25 konserviert in Perényscher Flüssigkeit.

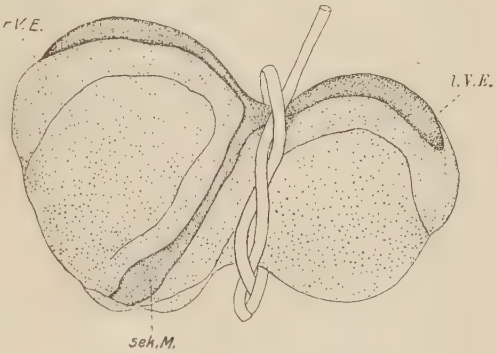
Die Ligatur teilt den Keim in eine größere und eine kleinere Hälfte. Auf der ersten Abbildung sehen wir auf die Medullarwülste in dem Bereich, der die beiden Köpfe bildet, und erkennen gerade noch, wie die Wülste nach

Fig. 11 *b*.



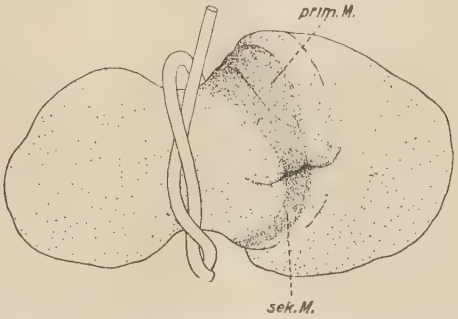
Ansicht der primären Medullarplatte und ihrer Gabelung in die Vorderenden.

Fig. 11 *c*.



Ansicht der sekundären Medullarplatte.

Fig. 11 *d*.



Primäre und sekundäre Medullarplatte trifft am Urmund zusammen, und beide bilden miteinander einen Winkel.
Vgl. S. 139 und Textfig. 13 *c* S. 155.

vorn und hinten sich hinabsenken zu den eigentlichen Medullen. Auf dem zweiten Bild haben wir den Keim gedreht und sehen auf die primäre Medulla, die nach vorn sich gabelt zu den Köpfen. Die gleiche Ansicht von der sekundären, die der Ligatur nach links ausgewichen ist, gibt die dritte Figur. Die sekundäre Medulla ist jedenfalls sehr gut ausgebildet, wenn sie auch hinter der primären zurückbleibt. Die letzte Figur gibt die der ersten entgegengesetzte Seite wieder mit dem Urmund, an den man ganz deutlich die Enden der beiden Medullen herantreten sieht; diese lassen sehr deutlich den verschiedenen Grad der Ausbildung erkennen und umschließen zusammen mit den Kopfteilen wie ein Ring den ganzen Keim. Das ist um so weniger erstaunlich, als ja an dem geschnürten Keim die Strecken von den Köpfen zum Urmund ganz beträchtlich verkürzt sind; man braucht nur die erste und letzte Figur miteinander zu vergleichen, um davon eine klare Vorstellung zu gewinnen.

Das Endprodukt der geschilderten Entwickelung ergab, wie die letzte Notiz des Protokolles erwarten ließ, einen Embryo mit einem völlig normalen und einem stark defekten Kopf, beide weit voneinander getrennt. Dem Hauptschwänzchen schließt sich seitlich ein sekundäres Schwänzchen an, das äußerlich wenigstens dem des ersten Embryo ('00, 10) ähnlich ist.

Über das Hirn können wir uns hier kurz fassen. Die Schnittuntersuchung ergibt einerseits ein ganz normales Hirn mit allen Sinnesorganen, während andererseits der schon äußerlich defekt erscheinende Kopf nur einen breiten, fast ungegliederten Medullarstummel enthält. Trotzdem haben wir aber zwei Augen, von denen das eine eher noch etwas größer ist als die des normalen Kopfes und in Becher und Linse (Linsenfasern) den gleichen Ausbildungsgrad erreicht hat. Das zweite Auge ist stark defekt und besitzt nur eine winzige Linse. Zwischen Hirn und den beiden Augen schiebt sich eine verschmolzene Riechgrube ein. Endlich liegen dem Stummel an seiner Basis, d. h. da, wo er mit dem übrigen Hirn in Verbindung steht, zwei ventral einander stark genäherte Hörblasen an, die ebenso groß sind wie die des normalen Kopfes. Die kreuzweise Trennung bzw. Wiedervereinigung der Medullarhälften findet erst im Bereich des Hinterhirnes, einige Schnitte rückwärts von den Hörblasen des vollständig ausgebildeten Kopfes statt. Von der Kreuzungsstelle zieht die primäre Medulla in normaler Weise nach rückwärts; die sekundäre, mit einem Centralkanal versehen, erreicht ihre Oppositionsstellung infolge des erwähnten Defektes in der Kopfregion erst ganz

allmählich, indem sie an der linken Seite des Rumpfes medianwärts zieht. Ihr Centralkanal, der auf den ersten 25 Schnitten — à 15 μ — ununterbrochen zu verfolgen ist, hat dorsal nicht bloß ein dünnes Verschlußhäutchen, sondern ist rings von Medullarsubstanz begrenzt, wobei er aber doch exzentrisch und der dorsalen Wand wesentlich genähert liegt (Fig. 22). Ab und zu finden wir an der Medulla ventral in der Mitte Spuren von Fasersubstanz, allerdings wesentlich weniger als beim ersten Embryo. Sie verjüngt sich schon von ihrem vorderen Ende an ganz allmählich und gleichmäßig bis an ihr hinteres, das noch 23 Schnitte von dem Ende des Centralkanales zurückliegt. In dieser Strecke stellt sie einen massiven Zellstrang dar (Fig. 23), der fadenförmig ausläuft und zuletzt nur aus drei bis vier Zellen noch besteht. Durch seine Bindegewebshülle und ab und zu auch durch Pigmentzellen läßt er sich aber immer genügend scharf von dem umliegenden dotterreichen Gewebe abgrenzen. Weiter nach hinten ist keine Spur mehr einer Medulla zu finden. Sie reicht nur durch etwa ein Drittel des ganzen Tieres.

Die Chorda geht von dem rechten Kopf auf den Hauptrücken über, während sie dem defekten Kopf und Rücken vollständig fehlt.

Der Muskulatur entbehrt der sekundäre Rücken zwar nicht; indessen ist sie sehr defekt insofern, als sie auf weiteren Strecken vollständig fehlt, im hintersten Teil des Tieres überhaupt. Schon bald hinter der Kreuzungsstelle liegen der sekundären Medulla seitlich geringe Spuren von Muskulatur an. Während aber auf den folgenden Schnitten die der rechten Seite ganz verschwinden, werden die der linken immer deutlicher und schieben sich zwischen der Medulla und der nun auftretenden Vorniere wieder ein. Die histologische Differenzierung dieser sekundären Muskulatur bleibt hinter der der normalen ein ganz Teil zurück, so daß auf einzelnen Schnitten die Entscheidung über den Charakter der betreffenden Gewebselemente schwer fällt; doch wird er mit jedem Schnitt deutlicher und ist, wenn wir erst ganz in die Vornierenregion hineingekommen sind, unzweifelhaft. Auf einem Schnitt hier (Fig. 22) sehen wir die Medulla dem Darm oder vielmehr den dicht aneinander schließenden Leibeshöhlenblättern eng anliegen, auf dem äußersten rechten Ende des sekundären Rückens; ihr schließt sich links an der ganzen Seite die Muskulatur an und zieht zwischen den Vornierenkanälchen und der Epidermis, ihr entlang und sich verjüngend meist bis an das linke Ende. In dieser Ausbildung finden wir sie noch etwa 12 Schnitte über die Vornierenregion hinaus, in allem auf

etwa 25. Erst weit hinten und an einer ganz anderen Stelle treffen wir nun wieder auf Muskulatur, wollen diese aber erst im Zusammenhang mit den Vornierengängen betrachten.

Auf gleicher Höhe etwa mit den Vornieren des primären Rückens zeigen die Schnitte auf dem sekundären Vornierenkanälchen, die sich über eine ebenso lange Strecke wie die der normalen Seite ausdehnen. Da eine eigentliche Leibeshöhle fehlt, sind die Vornierentrichter schwer festzustellen, zumal bei so jungen Tieren, deren Zellen fast alle noch reich mit Dotterkügelchen beladen sind. Trotzdem gelang es, einen vorderen und einen hinteren wenigstens mit ziemlicher Sicherheit nachzuweisen. Besonders die Kanälchen sind mindestens ebenso gut, wenn nicht sogar etwas besser ausgebildet als auf der primären Seite, die Trichter beide in einiger Entfernung von der Medulla gelegen. — Es ging zwar schon aus der Betrachtung der Muskulatur hervor, sei aber der Vollständigkeit halber hier nochmals erwähnt, daß wie jene auch die sämtlichen Vornierenkanälchen links von der sekundären Medulla liegen. Von Vornierengängen dagegen lassen sich zwei verfolgen, die, erst weit voneinander getrennt, allmählich zusammenrücken und nach etwa 16 Schnitten miteinander verschmelzen (Fig. 23), acht vor dem Ende der Medulla. Dieser Gang läuft noch etwa 13 Schnitte in der Medianlinie weiter und rückt dann ganz allmählich aus ihr auf derselben Seite hinauf, auf der wir vorn die Medulla nach abwärts verfolgten; auf seinem Weg sehen wir ihn auf Fig. 24; seine obere Wand ist in Verbindung getreten mit der des linken Vornierenganges der primären Rückenseite. Hier ist auch die Stelle, wo wieder ein Gewebe auftritt, das zweifelsohne sekundäres Rückenmaterial darstellt und speziell wohl in der Entwickelung zurückgebliebene Muskelanlage; sie liegt den Gängen an der äußeren Seite an. Auf dem folgenden Schnitt verschmelzen die Lumina der beiden Kanäle. Von dieser Vereinigungsstelle gehen nach rückwärts wiederum zwei Kanäle aus (Fig. 25), von denen der eine auf etwa acht Schnitten aufwärts zieht, der primären Muskulatur entlang, und an deren oberem Ende als Blindsack endigt (Fig. 26). Der zweite Kanal rückt nach und nach ebenfalls aufwärts, liegt schließlich der primären Muskulatur in normaler Weise an (Fig. 27) und mündet wie der rechtsseitige (Fig. 29) in den After ein. Auf Fig. 25 sehen wir den einen Kanal zwei Schnitte vor seinem blinden Ende, den anderen noch der sekundären Muskulatur anliegen; diese selbst ist hier deutlich bilateral und in ihrer Mittellinie miteinander verschmolzen, ihre innenständige Hälfte außerdem noch mit der innenständigen Hälfte der

primären Muskulatur. Die außenständige (rechte) ist nur auf wenigen Schnitten so gut ausgebildet und verschwindet bald spurlos, während die linke noch einige Schnitte weiter geht. Die rechte Hälfte erwies sich bisher ja schon immer als die defektere. Ein histologischer Unterschied zwischen primärer und sekundärer Muskulatur ist in diesem Bereich nicht vorhanden. Hinter ihm können wir die Doppelbildung überhaupt nicht mehr als solche erkennen (Fig. 27), bis wir zur Aftergegend kommen. Auf der Fig. 28 fällt der äußere Kontur auf; er ist auf der linken Seite durch den sekundären Rücken deutlich vorgewölbt, wie früher konvex, und setzt sich etwas weiter hinten an der Stelle, die ganz der Lage der Muskulatur auf Fig. 25 und 26 entspricht, fort in das sekundäre Schwänzchen (Fig. 29), dessen Bestandteile einzig in Haut und Bindegewebe bestehen.

Ob wir es in der Vorniere mit einer einzigen Anlage zu tun haben, wie es auf den ersten Blick wohl scheinen mag, oder mit zwei verschmolzenen, läßt sich mit Sicherheit nicht entscheiden. Die letztere Annahme fände allerdings eine Stütze darin, daß aus der Vorniere zwei Gänge führen.

Was den eigentümlichen Verlauf der Vornierengänge betrifft, so erscheint mir für ihn folgendes als die gegebene Erklärung: wir greifen zu leichterem Verständnis zurück auf den typischen Befund bei dem ersten Embryo und vergleichen ihn mit dem vorstehenden. Primärer und sekundärer Vornierengang der rechten Seite mündeten dort, entsprechend dem Schema, in den rechten Enddarm (vgl. Fig. 11, 13 und 14). Die Mündung dieser beiden als außenständig zu bezeichnenden Gänge ist hier die gleiche; auf Fig. 29 ist die des primären, auf einem Nachbarschnitt die des sekundären getroffen. Die linken — innenständigen — Vornierengänge müßten wie in jenem Fall in den linken Enddarm münden, entsprechend der Fig. 11. Sie gewinnen hier wie dort die ventrale Medianlinie (Fig. 24 und 11), bestimmbar durch die Verwachsungsebene der primären und sekundären Rückenmuskulatur (Fig. 25 und 11) und die Ansatzstelle der dorsalen Flossensäume (Fig. 14 und 29). Während also in jenem Fall, und zwar in ihm allein, ein abgegliedertes Stück Darm nach hinten verläuft, in das die Vornierengänge einmünden, fehlt dies Darmstück hier — ebenso in allen übrigen Fällen — vollständig, und die Vornierengänge enden blind unter der Haut, wobei sie sich noch etwas gegen die Mittellinie des primären Rückens hinziehen. Während der rechte primäre Vornierengang von den Vornierenkanälchen bis zu seiner Einmündung in den After typische Ausbildung zeigt, wird die Identi-

fizierung der übrigen drei Kanäle dadurch etwas erschwert, daß sie streckenweise miteinander verschmelzen und sich dann in neuer Gruppierung wieder von einander lösen. Doch erklären sich diese Verhältnisse zwanglos in folgender Weise. Durch den starken Defekt des sekundären Rückens sind seine beiden Vornierengänge eine Strecke weit verschmolzen (Fig. 23). Weiter hinten, wo sich der sekundäre Rücken dem primären nähert und anlegt (Fig. 24), tritt dieser verschmolzene Doppelgang nun auch noch mit dem linken Vornierengang des primären Rückens in Verbindung. Aus diesem einheitlichen Stück löst sich dann jener Kanal ab, welcher dem rechten sekundären Vornierengang entspricht (Fig. 25) und weiter hinten, wie zu fordern ist, mit dem rechten primären in den Enddarm mündet, und ein zweiter voluminöserer, welcher zwischen der gleich darauf verwachsenden primären und sekundären Rückenmuskulatur hindurch die Haut erreicht (Fig. 25 und 26); er entspricht den beiden miteinander verschmolzenen innenständigen Komponenten des verwachsenen Stückes der Fig. 24.

Der Vorderdarm ist gegabelt, und zwar hat auch der Teil, der dem defekten Kopf angehört, beiderseits alle Kiemenfalten, sogar in auffallend starker Ausbildung; ihnen entsprechen Kiemenbogen und Kiemengefäße. — Auch die zwei an ihrer Basis dicht zusammengerückten Kiefernbogenfortsätze und die äußeren Kiemen sind verhältnismäßig stark entwickelt. — Die Vereinigung der beiden Vorderdärme erfolgt erst etwa in der Höhe der beiden Leberanlagen; von ihnen ist die linke nur klein. Neben der Breite und dem Vorhandensein zweier Venae omphalo-mesentericae erkennt man an dem verschmolzenen Darm die Duplicität der Anlage noch sehr schön durch seinen dorsalen Kontur, der sehr charakteristisch ist (Fig. 22, 23). Hinter den Vornieren gewinnt er jedoch, von der Zweizahl der Venen (Fig. 23, 24) abgesehen, ein völlig normales Aussehen und behält dies bei bis zum After, diesen mit eingeschlossen.

Die Herzanlage ist doppelt, was die über die Kiemengefäße gemachte Angabe eigentlich schon besagte. Das linke Herz ist kleiner als das rechte und weicht in seinem Bau vom normalen etwas ab. Die Aorta des defekten Kopfes vereinigt sich wie bei einer gewöhnlichen Duplicitas anterior mit der des normalen.

Bei der Besprechung der Vorniere wurde bereits erwähnt, daß Somato- und Splanchnopleura an der sekundären Rückenseite überall einander eng anliegen. Infolgedessen ließ sich auch nicht feststellen, ob etwa irgendwo ein sekundäres Mesenterium vor-

handen ist. Eher machen die beiden Blätter den Eindruck, als ob sie glatt übereinander hinwegzögen.

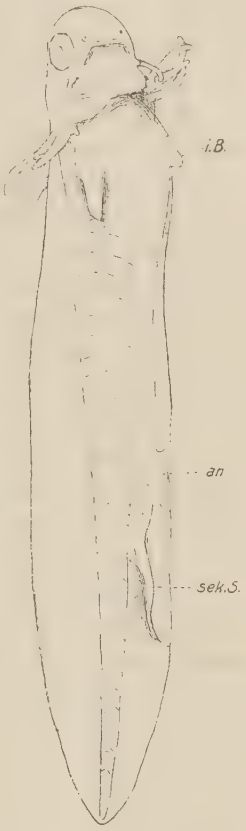
Vergegenwärtigen wir uns noch einmal kurz die Momente, die uns an dem Embryo vor allem interessieren, so haben wir einen sekundären Rücken, den wir noch bis in sein straffes, häutig-bindegewebiges Schwänzchen durchverfolgen können. Seine mehr oder minder defekten Organe dienen uns dabei, besonders hinter der Vorniere, durch ihr sporadisches Auftreten gewissermaßen als Wegmarken.

Ähnliche Verhältnisse finden wir bei der folgenden Larve.

Triton taeniatus '09, 25.

16. VI. Morula, in der Mitte eingeschnürt.
19. VI. früh. Gabelung der Medullarplatten, Kopfanlagen stehen im rechten Winkel zueinander. Anlage der sekundären Medulla nicht deutlich zu erkennen; 1.30 Nm. Ligatur gelöst.
29. VI. abends konserviert in Sublimatessigsäure.

Fig. 12.



Larve *Trit. taen.* '09, 25. Vergr. > 18. Linker Kopf völlig durch den rechten verdeckt. *i.B.* innenständiges Beinchen.

Am Totalbild (Textfig. 12) sehen wir nur den rechten Kopf, der den etwas kleineren linken verdeckt. Doch erkennt man schon an den Kiemen die Doppelbildung. Während im Stadium der Medullarplatten die Kopfanlagen symmetrisch zur Medianebene des Keimes lagen, hat sich später nach und nach dies Verhältnis derart verschoben, daß der rechte Kopf völlig in die Längsachse des Körpers einrückte und so die Oberherrschaft gewann; der linke steht nun im rechten Winkel von ihm ab. Die rechts sichtbare Extremität ist ein aus Verschmelzung der beiden innenständigen Anlagen hervorgegangenes drittes Beinchen. Seitlich in dem hinteren Winkel, der am Profil des Afters wahrgenommen wird, sitzt ein sehr elegantes sekundäres Schwänzchen dem Hauptschwanz an, das sich einzig durch seine Kleinheit von dem primären dorsalen Flossen-

saum unterscheidet. Besonders auffallend ist das Größenverhältnis des Körpers zu den beiden Köpfen, die, auch der größere, ganz erheblich kleiner sind als normal.

Die Schnittuntersuchung ergibt ein völlig normales Hirn im rechten Kopf. Das linke hat einen ähnlichen cyclopischen Defekt, wie er von dem einen des Embryo '00, 10 geschildert wurde. Die Augenbecher sind im Gegensatz zu jenem Fall noch völlig getrennt und nur die beiden Nervi optici miteinander verschmolzen. — Die Riechgruben sind hier gleichfalls getrennt, ebenso die Hörblasen. — Alle vier Augen sind gut ausgebildet; die Linsen bestehen schon fast ganz aus Linsenfasern. — Die Vereinigung der beiden Hirne und Medullen erfolgt im hintersten Teil des Hinterhirnes.

Trotz der weiten Trennung der Köpfe fehlt auch hier dem defekten die Chorda vollständig. Der hier und dort vorliegende Defekt am Hirn hängt wohl mit dem Fehlen einer Chorda zusammen.

Die sekundäre Medulla geht zum größten Teil vom rechten Kopfe aus, vielleicht sogar ganz. Wenigstens deutet der Umstand darauf hin, daß ihr Lumen nicht in Verbindung steht mit dem Ventrikel an der Kreuzungsstelle. Eine Folge davon ist es aber, daß er dorsal nur von einem feinen Verschlußhäutchen begrenzt wird. Ventral in der Mitte liegt in ihrem vorderen Teil Fasersubstanz. Sechzehn Schnitte hinter ihrer Abzweigung, direkt vor der sekundären Vorniere erreicht der Stummel sein Ende.

Von Muskulatur fehlt auf dem ganzen sekundären Rücken fast jede Spur. Bloß auf ein paar Schnitten in der Höhe der Extremitäten (Fig. 30) und dann weiter rückwärts (Fig. 31) finden wir winzige Teile von Muskulatur; es ist nur erstaunlich, daß sie trotz der außerordentlichen Kleinheit der Anlagen zur völligen histologischen Ausbildung gelangte.

Die sekundäre Vorniere liegt genau wie im normalen Fall dem Schultergürtel, hier speziell dem des erwähnten dritten Beinchens auf. Daß rechts- und linksseitige Vornierenanlagen miteinander verschmolzen sind, ist bei dem hochgradigen Defekt der sekundären Rückenseite, dem ja auch die innenständigen Beinchen ihre Verschmelzung verdanken, fast selbstverständlich. Von Vornierentrichtern konnte ich nur einen auffinden. Die Vornierenkanälchen sind vielfach durch Stauungen des Secretes aufgetrieben, desgleichen die Vornierengänge. Der ganze Verlauf derselben ist außerordentlich interessant. Die komplizierten Verhältnisse der Gänge des vorhergehenden Tieres und die für ihren anatomischen Befund gegebene

Deutung sind uns noch gegenwärtig. Wie dort führen auch hier aus primärer und sekundärer Vorniere je zwei Gänge (Fig. 30). Der linke sekundäre Gang ist etwas kleiner als die drei übrigen. Nach unserem Schema und den Fig. 11, 13 und 14 wäre nun zu erwarten, daß die beiden rechten Gänge in einem rechten, die beiden linken in einem linken After mündeten. Da indessen wiederum nur ein After entwickelt ist — im Gegensatz zu vorhin ist es diesmal ein linker —, so müssen die Gänge sich ähnlich verhalten wie dort. Die beiden rechten Gänge vereinigen sich, blasig aufgetrieben, miteinander (Fig. 31). Der verschmolzene Gang zieht dann um die untere Kante der Muskulatur herum, rückt an ihrer äußeren Seite allmählich nach oben und endigt nach 60 Schnitten blind unter der Haut. Meist mehr oder minder aufgetrieben nimmt er auf der letzten Strecke seines Verlaufes wieder fast normalen Umfang an (Fig. 32; vgl. Fig. 25, 26). Nachdem auf diese Weise die beiden rechten Vornierengänge ausscheiden, muß der Gang, der weiter hinten wieder der rechtsseitigen Muskulatur anliegt (Fig. 33), identisch sein mit dem linken sekundären der Fig. 30. Gerade im Zusammenhang mit dem vorhergehenden Fall, bei dem der entsprechende rechte sekundäre Gang auf einer Strecke mit den beiden linken — innenständigen — Gängen verschmolzen war, gewinnt dieser eine besondere Bedeutung. Der linke sekundäre Vornierengang (Fig. 30) bleibt hier isoliert und läßt sich in der Tat durchverfolgen von der Vorniere an über die Fig. 31 und 32 hinaus zu Fig. 33, wo er an Umfang schon seinem Partner, mit dem zusammen er in den After einmündet, wieder nahe kommt, und bis zu seiner Mündung (Fig. 34). Nur auf einigen wenigen Schnitten in dem Bereich kurz hinter dem Schnitt der Fig. 30 ist der Gang unterbrochen, mechanisch durchgepreßt von dem auf Fig. 30 schon sichtbaren, prall mit Blutkörperchen angefüllten Gefäß. Aber gleich taucht er als ganz winziges Kanälchen wieder auf und zieht dann allmählich an der inneren Seite der visceralen Leibeshöhlenwand nach dem primären Rücken zu. Auf diesem Wege zeigt ihn uns Fig. 32. So sicher es ist, daß ich diese nur mit der Immersion festzustellende haarfeine Strecke des Ganges ohne das Postulat der Identität und der Verbindung des vorderen mit dem hinteren Gangteil nie gefunden hätte, so zweifellos ist in Struktur und Färbung der histologische Ausweis als Vornierengang.

Da das Tier nur kurze Zeit im Alkohol gelegen hat, ist seine Pigmentierung sehr gut erhalten. Der Verlauf der Pigmentstreifen des sekundären Rückens stimmt ebenfalls genau überein mit dem

seiner übrigen Organe, der Vornierengänge und der Spuren von Muskulatur. Dem Defekt entsprechend müssen wir uns die auf Fig. 30 unterhalb der Gänge gelegenen Streifen wohl entstanden denken aus je zwei solcher Streifen, wie wir sie links auf der primären Seite sehen (vgl. dazu auch die Fig. 31 rechts). Die Streifen sind hier noch alle getrennt. Mit dem rechten sekundären Vornierengang rückt in der Folge auch der rechte sekundäre Streifen in die Höhe und ist — wie die Gänge — auf Fig. 31 bereits ebenfalls mit seinem Partner von der primären Seite verschmolzen. Der linke Streifen entspricht der Lage des linken Ganges und rückt nach hinten mit ihm nach dem primären Rücken zu. Dabei schließt er sich den beiden verschmolzenen Streifen (Fig. 31) an (Fig. 32). Weiter rückwärts, wo uns infolge der Lage des linken sekundären Ganges die Schnitte eine Strecke weit einen normalen Embryo vortäuschen, ist einzig durch die Pigmentierung die Lage des sekundären Rückens noch zu erkennen (Fig. 31). Ihr entspricht später die Stelle des Ansatzes des sekundären Schwänzchens (Fig. 34 und 35). Dies Verhalten des Pigmentes ist deshalb von besonderem Interesse, weil es uns den Weg zeigt zur Deutung einer Beobachtung, die im Leben an den Jugendstadien unseres ältesten Tieres gemacht wurden (S. 156).

Nach den Beobachtungen, die J. Loeb ('93) bei den Gefäßen am Dottersack von *Fundulus* gemacht hatte, lag die Frage nahe, wie sich wohl das Pigment gegenüber dem fast unmittelbar unter den Streifen geratenen Vornierengängen verhält. Und da ergab sich die interessante Tatsache, daß an der Stelle, wo der eine Gang und Streifen einander besonders nahe kommen, der Pigmentstreifen von letzterem auf den Vornierengang übergeht und ihn dann unter Aufgabe des amöboiden Charakters seiner Zellen völlig einhüllt, und zwar bis zu der Stelle, wo er in seinem Verlauf unterbrochen wird (Fig. 30). Das Pigment zeigt also hier gegenüber dem Vornierengang genau das gleiche Verhalten, wie es Loeb den Blutgefäßen gegenüber festgestellt hat.

Als äußerstes Ende des sekundären Rückens haben wir wie im vorangegangenen Fall auf der Seite, wo die Vornierengänge verschmolzen sind und blind endigen, das bereits erwähnte Schwänzchen, das nur von Bindegewebszellen erfüllt ist (Fig. 35).

Auf diesem vorgeschrittenen Entwickelungsstadium, wo wir bereits ein breites, durchgehendes Darmlumen haben, ist natürlich auch die Leibeshöhle schon völlig ausgebildet. Sie verhält sich jedoch bei unserem Tier wie bei einer gewöhnlichen Duplicitas anterior. Ein

Mesenterium fehlt am sekundären Rücken. Parietal- und Visceralblatt der einen Seite gehen direkt in das der anderen über. Sichere Anhaltspunkte für einen erst sekundären Schwund des Mesenteriums sind hier nicht vorhanden.

An dem Darm finden wir die bei *Trit. taen.* '00, 11, S. 146 schon geschilderten Verhältnisse ohne wesentliche Unterschiede, ebenso bei den Herzen. — Endlich trifft die dort gegebene Gesamtcharakteristik des sekundären Rückens zu, wenn auch seine Spuren hier beträchtlich geringer sind, so gering, daß sie uns berechtigen, die Larve unter die letzten in der Reihe der totalen Janus zu stellen. Indessen erschien es zweckdienlicher, sie wegen ihrer sonstigen großen Ähnlichkeit mit der vorangegangenen sie dieser anzuschließen.

Triton taeniatus '00, 106,

dessen Keim ebenfalls im Zweizellenstadium längs der ersten Furche eingeschnürt wurde, ist mit dem Embryo '00, 11 in bezug auf sein sekundäres Schwänzchen und seinen After nahe verwandt. Fig. 36 zeigt uns einen Schnitt in Höhe der beiden Herzen. Rechts sind Bulbus und Kammer getroffen, links außerdem gerade noch der Übergang in den Vorhof. Das linke Herz ist invers, die Kammer liegt rechts vom Bulbus statt links; sein Herzbeutel geht nach der sekundären Rückenseite über in die ihr zugehörende Leibeshöhle. Das gleiche ist auf dem folgenden Schnitt beim rechten Herzbeutel der Fall. Rechte und linke sekundäre Leibeshöhle sind hier in ihrem vorderen Bereich durch ein sekundäres Mesenterium voneinander getrennt. Rechts von ihm senkt sich von der Leibeshöhle ein Vornierentrichter in die Tiefe; zu beiden Seiten liegt diesem ein Blutgefäß an, und zwar ist es je eine Vena cava anterior; beide lassen sich zum Hirn einerseits, andererseits in die Ductus Cuvieri verfolgen und sind somit auf der ganzen Länge ihres normalen Verlaufes ausgebildet. — Die Medulla ist kräftig entwickelt, hat einen kleinen Centralkanal und ventral ein wenig Fasersubstanz (Fig. 36—38). — Nach drei Schnitten tritt an gleicher Stelle wie der erste Vornierentrichter ein zweiter kleinerer auf (Fig. 37). Ein sekundäres Mesenterium ist hier und in der Folge nicht mehr vorhanden. Noch sechs Schnitte weiter hinten haben wir auf der sekundären Rückenseite auch keine eigentliche Leibeshöhle mehr; sie erstreckt sich nur über die Gegend der Herzanlagen und schwindet allmählich, sowie wir aus ihr wieder herauskommen. Somato- und Splanchnopleura scheinen von da ab glatt übereinander wegzuziehen. 14 Schnitte

hinter dem zweiten Vornierentrichter tritt nun sonderbarerweise ein dritter kleiner Trichter auf (Fig. 38), etwas weiter nach rechts als die beiden ersten gelegen. Von hier führt ein auffallend breiter Gang aus der Vorniere und endigt nach 35 Schnitten blind (Fig. 39). In diesem Bereiche fällt der Kontur des sekundären Rückens durch einen kleinen, ein wenig linksseitig verschobenen Höcker auf (Fig. 39 und 40), der immer größer wird und sich bald als ein sekundärer dorsaler Flossensaum erweist. Er ist fast durchgehends ebenso gut ausgebildet wie der primäre, gleich diesem erfüllt von Bindegewebe und setzt sich fort in das sekundäre Schwänzchen, das wie im zweiten Fall dem Hauptschwanz genau opponiert ist. Daß der Flossensaum etwas seitlich abgerückt erscheint, mag auf den ersten Blick vielleicht sonderbar anmuten. In Wirklichkeit ist er es nämlich gar nicht; denn von seinem Auftreten an bildet er selbst die ideelle Medianlinie des Rückens, und die Asymmetrie, durch das Fehlen der Muskulatur auf der linken Seite hervorgerufen, ist vielmehr in der Vorwölbung der auf der anderen Seite verhältnismäßig gut ausgebildeten Muskulatur bedingt. Wenn wir unsere Figuren durchmustern, werden wir die gleiche Erscheinung finden in den Fällen, wo die sekundäre Vorniere nur auf der einen Seite der Medulla liegt; diese scheint dann auch stets zur Seite geneigt, genau wie hier der Flossensaum.

Die sekundäre Medulla haben wir etwas aus den Augen verloren. Sie reicht als solider Zellstrang noch 15 Schnitte über die Stelle der Fig. 39 hinaus, auf der der Vornierengang endigt und der Flossensaum seinen Anfang nimmt, also nahe an das Schwänzchen heran. Diese unzweifelhafte Medulla besteht in ihrem letzten Abschnitt aus einem Strang, der sich zwar noch scharf von der Umgebung abgrenzen läßt, sich aber histologisch kaum mehr von ihr unterscheidet. In ihrer Ausbildung steht die Medulla dicht hinter dem ersten Embryo und stellt den Übergang dar zu der des folgenden Embryo. Diesen beiden würden bezüglich der Medulla der zweite, dritte und vierte Fall in absteigender Linie folgen.

Muskulatur erscheint zuerst auf der Höhe der Fig. 38, verschwindet aber bald wieder und tritt erst etwa zehn Schnitte vor dem Vornierengangende von neuem auf, in beiden Fällen nur auf der rechten Seite (Fig. 40). In der histologischen Differenzierung bleibt sie hinter der normalen zurück. Doch ist das Gewebe durch die Verteilung von Plasma, Kern und Dotter immerhin schon deutlich als solche zu erkennen. Nach hinten zu wird sie immer stärker und erfüllt das Schwänzchen wie bei *Triton taen.* '01, 11.

Auch der Darm weist nichts wesentlich Abweichendes von diesem an zweiter Stelle beschriebenen Tier auf, und ebenso ist sein After genau der gleiche, nur nicht ganz so breit wie jener, was indessen nur einen graduellen Unterschied ausmacht. Die Oberflächenrekonstruktion hiervon (Fig. 41) gibt uns, wie schon vorn erwähnt, ein deutliches Bild von den Verhältnissen und kann auch direkt als Ergänzung der Beschreibung und der Totalbilder des erwähnten Embryo gelten. Die größere Breite, die der After des letzteren hat, und die geringere des vorstehenden ist nur bedingt durch die größere bzw. geringere Divergenz der durch die Bauchseiten beider Tiere zu legenden Achsen.

Geradezu als Jugendstadium dieses Tieres mutet uns das folgende,

Triton taeniatus '00, 60

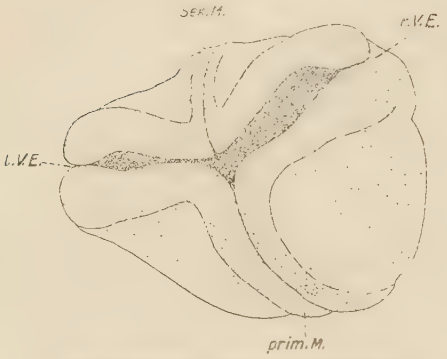
an; sein Keim ist am 3. V. längs einer der ersten beiden Furchen eingeschnürt und die Ligatur am folgenden Tag, wo er bereits das Blastulastadium erreicht hatte, scharf angezogen. 2 Tage später wurde die Ligatur gelöst, als eben die deutlich gegabelten Medullarwülste anfingen sichtbar zu werden, und nach 7 Stunden etwa der Keim in verschiedener Ansicht (Textfig. 13*a*—13*c*) gezeichnet. Die Medullarwülste reichen von beiden Seiten bis an den quer zu ihnen gestellten Urmund; die sekundären sind von der Kreuzungsstelle nach hinten zu beträchtlich schwächer als die primären. — $2^1/_2$ Tage darauf, am 9. V., ist der Embryo konserviert worden.

Textfig. 14 gibt das Endprodukt wieder: der rechte Kopf ist uns zu-, der linke abgewandt. Hinter ihnen treten die Kiemenregionen, und hinter diesen die Vornierenregionen durch ihre Vorwölbung scharf hervor. Der starke primäre wie der schwächere sekundäre Rücken hebt sich deutlich ab; beide ziehen vorn zwischen die Köpfe und laufen hinten in Schwänzchen aus, die sich eigentlich nur in ihrer Größe voneinander unterscheiden. Die Form des zwischen ihnen liegenden Afters ist uns von dem zweiten und dem eben geschilderten Tier her bekannt. Er würde in späteren Stadien durch die weitere Streckung genau das gleiche Bild wie jene ergeben haben. Die aus ihm hervorragende Kuppe ist nur ein Prolaps des Enddarmes und ohne prinzipielle Bedeutung. Ganz ähnlich findet man z. B. öfters bei diesen Doppelbildungen an den verschiedensten Stellen auch Einstülpungen des Darmepitheles in das Darmlumen, Darmfalten, die einfach durch Raummangel bedingt sind (Fig. 30 und 57).

Bei der Untersuchung der Schnitte ergeben sich zwei völlig normale Hirne mit noch ganz flachen Augenbechern. Riechgruben und vier Hörbläschen sind in bekannter Anordnung. Die Linsen stellen noch bloße Verdickungen der Epidermis dar. Beide Köpfe verschmelzen am hinteren Teil ihrer Mittelhirne und setzen sich dann in typischer Weise in primäre bzw. sekundäre Medulla fort. Die sekundäre Medulla ist durch Dreiviertel des ganzen Tieres zu verfolgen. Einen Centralkanal besitzt sie nicht; doch macht die Anordnung ihrer Kerne zumeist den Eindruck, als ob die Wände, die ihn begrenzen würden, nur eng aneinander lägen. So als soliden Zellstrang sehen wir sie auf Fig. 42 und 43 oberhalb der Vorniere liegen. Dahinter besteht sie auf einer Anzahl von Schnitten nur mehr aus wenigen Zellen und wird erst gegen ihr Ende zu wieder etwas breiter.

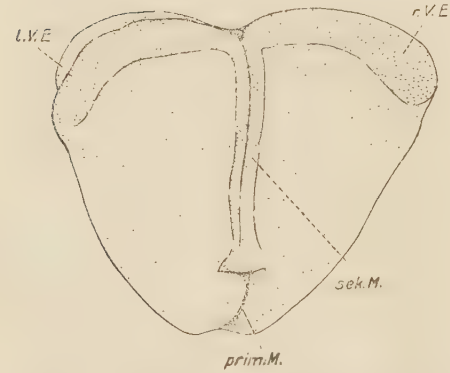
Fig. 13 *a*–13 *c*. *Trit. taen.* '00, 60. Neurula mit zum Teil schon geschlossenen Wülsten (6. V. 8.40—10 Nm.). Vergr. × 27.

Fig. 13 *a*.



Ansicht von vorn und oben (Januskreuz!). *r.V.E.* und *l.V.E.* rechtes und linkes Vorderende.

Fig. 13 *b*.



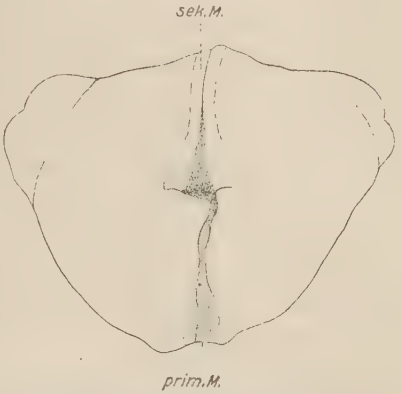
Zwischen den Hinterenden der längeren primären und der kürzeren sekundären Medullarplatte ist der Urmund eben noch sichtbar.

An der Vereinigungsstelle der beiden Chorden, die mit ihren Enden ein gut Teil noch von den Infundibula entfernt sind, hat in der Richtung der sekundären Medulla eine Aufstauung von Chordagewebe stattgefunden. Diese Erscheinung gelangte noch ausgeprägter in einem anderen Fall zur Beobachtung. Es hat den Anschein, daß hier ein mißlungener Versuch vorliegt, auch die sekundäre Medulla mit einer Chorda zu versehen.

Wir können bei der weiteren Beschreibung des sekundären

Rückens von einem Schnitt ausgehen, der ziemlich dem der Fig. 36 der letzten Larve entspricht. Wir haben auch hier (Fig. 42) die Herzanlagen getroffen, beide einander fast genau opponiert; die rechte ist eben erst angeschnitten, während wir uns links schon an ihrem Hinterende befinden. Sehr deutlich ist der Übergang der Herzbeutel in die Leibeshöhle der sekundären Rückenseite, besonders links, wo auch auf der primären Rückenseite der Übergang getroffen ist und mit dem der anderen Seite und dem Herzen selbst ein ganz symmetrisches Bild ergibt. Das Fehlen eines Mesenteriums auf der sekundären Rückenseite tritt hier dadurch sehr deutlich zutage, daß an der Stelle, wo es zu erwarten wäre, sich gerade ein Vornierentrichter einsenkt; am Lumen dieses Trichters erkennt man deutlich noch seine Abstammung aus zwei Komponenten, die aber bei der Regelmäßigkeit der Bildung wohl von Anfang an eine einheitliche Anlage darstellten. Dieses Lumen gabelt sich nicht etwa nach links und rechts in weiterhin getrennte Kanälchen, vielmehr ist auch die Vornierenanlage selbst noch völlig einheitlich (Fig. 43); ihre Form ist etwa die eines abgeplatteten, breiten Schlauches, dessen Wände ab und zu sich etwas einfalten, als ob sie einzelne Kanälchen bilden wollten. Von ihm erst gehen zwei getrennte Vornierengänge aus, die sich durch etwa sieben Schnitte noch verfolgen lassen, um dann blind zu endigen. Die Verschmelzung der beiden Trichter zu einem in der vorstehenden Weise setzt zweifelsohne einen ursprünglichen Defekt in der

Fig. 13 *c*.



Ansicht von hinten und unten. Primäre und sekundäre Medullarplatte laufen in einer Geraden aufeinander zu; vgl. S. 139 und Textfig. 11 *d*. Oben rechts und links heben sich schon die Kopfanlagen ab.

Fig. 14.

Embryo *Trit. taen.* '00, 60. Vergr. $\times$ 26. Vgl. hiermit Textfig. 10 *b* S. 136 und Textfig. 15 S. 157.

Medianlinie voraus, durch den vor allem auch der Ausfall des Mesenteriums erfolgte und das vollständige Fehlen von Muskulatur in diesem Bereich bedingt ist. Während wir sonst in Unsicherheit darüber sein können, ob der Ausfall des Mesenteriums nicht erst sekundär durch Schwinden eines bereits vorhandenen entstanden ist, eine Annahme, die dann besonders zutreffen wird, wenn eine Strecke weit noch ein solches da ist, haben wir hier einen Fall, der klar die Möglichkeit einer zweiten Annahme, daß überhaupt nie ein Mesenterium ausgebildet war, beweist, und werden dadurch zur Vorsicht bei Entscheidung derartiger Fragen gemahnt.

Hinter der Vorniere taucht nach und nach auf dem sekundären Rücken ein Gewebe auf, das in der Hauptsache nur Muskelanlage sein kann. In der Tat spricht denn auch weiter hinten sein Charakter ganz deutlich dafür (Fig. 44*a*). Die Muskulatur wird immer mächtiger und erfüllt schließlich auch das Schwänzchen (Fig. 44), wie wir es in dem zweiten und im vorangegangenen Fall schon hatten. — Auch dem, was ich dort über Darm und After gesagt habe, kann ich Neues hier nicht hinzufügen.

Ein weit älteres Tier, das älteste, das zur Untersuchung kam, gibt die Textfig. 15 wieder; es nimmt auch in anderer Beziehung eine eigenartige Stellung ein. Das Protokoll lautet:

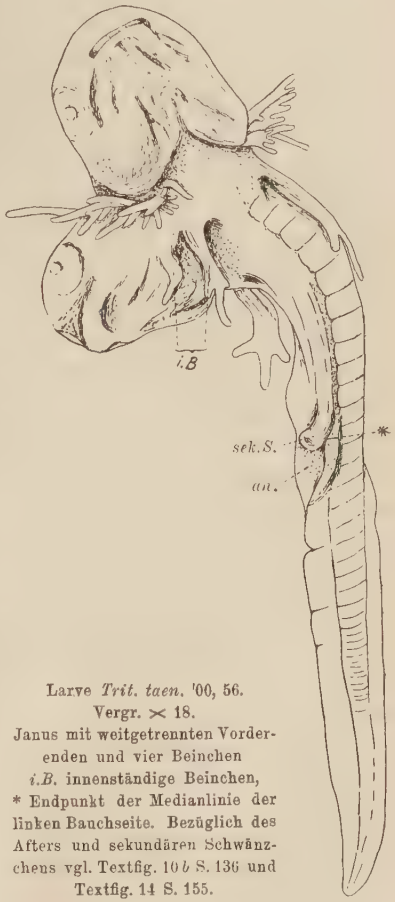
Triton taeniatus '00, 56.

3. V. längs einer der ersten beiden Furchen eingeschnürt.
4. V. 7.50 Vm. Blastula; Ligatur scharf angezogen.
5. V. 11.30 Nm. Zeichnung, welche weit gespaltene Duplicitas anterior im Neurulastadium zeigt, ohne sekundäre Medullarplatte.
6. V. 11 Vm. Zwei weit getrennte Kopfanlagen, linke größer als rechte. Ligatur gelöst.
   2.30 Nm. Vielleicht doch ganz kleine sekundäre Medullarplatte; Wülste geschlossen.
10. V. 7.50 Vm. Aus den Hüllen genommen. Von der Gabelstelle zum After Pigmentstreifen; sekundäres Schwänzchen. Köpfe bis hinter die Kiemenstummel getrennt.
31. V. 4 Nm. konserviert.

Das Endprodukt (Textfig. 15) entspricht ganz dem, was nach den Angaben des Protokolles zu erwarten war: zwei weit getrennte Köpfe mit stark verästelten Kiemen, die innenständigen wirr durcheinander, vier Vorderbeine, von denen die innenständigen zwar beträchtlich kleiner, aber typisch ausgebildet sind, endlich das sekun-

däre Schwänzchen und hinter ihm ein weit klaffender After, der uns die früher beschriebenen (s. Textfig. 10*b* und 14 und S. 138) in einem späten Entwickelungsstadium zeigt. Nach rückwärts schließen die beiden der primären Hälfte entstammenden Afterränder in normaler Weise am ventralen Flossensaum des Hauptschwanzes zusammen. Während diese als außenständig zu bezeichnenden sehr lang ausgezogen sind, sind die beiden anderen Seiten der Raute, die innenständigen Aftersäume, entsprechend der Kleinheit des sekundären Schwänzchens, nur von geringer Größe und werden deshalb auch von diesem überdeckt. Das * bezeichnet den Endpunkt der ventralen Medianlinie, wo die beiden linken Aftersäume zusammenstoßen.

Fig. 15.



Larve *Trit. taen.* '00, 56. Vergr. × 18. Janus mit weitgetrennten Vorderenden und vier Beinchen *i.B.* innenständige Beinchen, * Endpunkt der Medianlinie der linken Bauchseite. Bezüglich des Afters und sekundären Schwänzchens vgl. Textfig. 10*b* S. 136 und Textfig. 14 S. 155.

Schon eingangs betonte ich die eigenartige Stellung dieses Tieres. Während der Entwickelung deutete sie sich bereits an, wenn es laut Protokoll zweifelhaft war, ob eine sekundäre Medulla überhaupt angelegt sei, ferner durch die spätere Bemerkung, daß von der Gabelstelle zum After ein, sagen wir gleich, bloß ein Pigmentstreifen zieht. Die Schnittuntersuchung führte denn auch zu dem überraschenden Ergebnis, daß tatsächlich nicht die Spur einer sekundären Medulla vorhanden ist, trotz des Janusschwänzchens. Der von der Gabelstelle zum After führende Pigmentstreifen, der im Protokoll besonders erwähnt ist, hatte wohl die Bedeutung einer allerrudimentärsten Medullaranlage, die irgendwie an der Bildung von Wülsten verhindert wurde, oder deren ganz unbedeutende Wülste sekundär wieder durch das intensivere Wachstum des großen Keimteiles gewissermaßen ausgeplättet wurden.

Wenn wir von der Schwanz- bzw. Aftergegend absehen, so finden wir bis zu ihr am ganzen Tier zunächst nichts, was irgendwie anders gedeutet werden könnte als im Sinne einer gewöhnlichen Duplicitas anterior. Die Köpfe sind so stark gegeneinander gedreht, daß sie den Janus nicht mehr erkennen lassen. Ein sekundärer Rücken markiert sich in keiner Weise. Und das gleiche wie das Totalbild zeigen die Schnitte, diese allerdings nur in der ersten Hälfte dieses vorderen Teiles. Die Vereinigungsstelle der beiden Vorderenden des Centralnervensystemes liegt in diesem Falle weit zurück, noch etwa 13 Schnitte hinter der Rautengrube. Die Organe der Köpfe sind durchgehends wohl ausgebildet. Etwa 40 Schnitte hinter den Medullen verschmelzen erst die Chorden, nachdem sie durch 18 Schnitte schon dicht nebeneinander herliefen. Bald hinter ihrer Vereinigung liegt die der Därme. Auch die Muskulatur verhält sich wie bei der einfachen Duplicitas anterior: die außenständige an den Außenseiten der gegabelten bzw. verschmolzenen Medulla und Chorda, die kleinere innenständige den inneren Seiten derselben anliegend. Auf Fig. 45 sehen wir sie noch zwischen den Chorden. Alle diese Organe fehlen vollständig auf der sekundären Rückenseite. Trotzdem ist das Tier ein Janus. Und zwar besitzt es nicht nur das schon erwähnte sekundäre Schwänzchen, sondern auch einen scharf ausgeprägten, allerdings sehr rudimentären Rücken. Er wird repräsentiert durch einen sekundären Vornierengang und ein sekundäres Mesenterium. Jener verläuft sogar völlig ununterbrochen durch seine ganze Länge.

Die Vorniere, aus welcher der Vornierengang hervorgeht, besitzt jederseits zwei Trichter, welche in gewundene Vornierenkanälchen führen. Diese gehen nun zunächst in eine große Blase (Fig. 45) über, die durch etwa 30 Schnitte sich verfolgen läßt und durch Secretstauung entweder aus den verschmolzenen Enden der Vornierenkanälchen oder aus dem Anfang der verschmolzenen Vornierengänge entstanden sein muß. Hinten und etwas links geht aus der Blase der erwähnte Vornierengang hervor, welcher rasch die scheinbar ventrale Medianebene erreicht und diese dadurch zum sekundären Rücken stempelt. Dieser Kanal zieht nun in ihr in der gewöhnlichen Weise nach hinten (Fig. 46—49) und mündet unter dem sekundären Schwänzchen ein in den Enddarm.

Von ganz besonderer Wichtigkeit sind uns an dem Embryo die Leibeshöhlen- bzw. Mesenterialverhältnisse, und zwar deshalb, weil er in dieser Beziehung trotz des starken Defektes des sekundären Rückens vollkommener als alle anderen und geradezu typisch ist für

den Janus. Wir gehen von einem Schnitt (Fig. 46) aus, dem wir unser Schema (Fig. 2), den in diesem Bereich noch getrennten Därmen gemäß, nur etwas anpassen müssen. Fig. 2 setzt, ganz entsprechend der Fig. 7, eine zusammenhängende Darmanlage voraus. Daher beschränken sich die Mesenterien auf je eines in den dorsalen Medianebenen. Wir bezeichnen sie mit Rücksicht auf ihre Zugehörigkeit zum primären bzw. sekundären Rücken mit 1,1 und 2,2. Dabei bedeutet jede der vier Ziffern eine rechte bzw. linke Mesenteriumshälfte. Denken wir dort die gemeinsame Darmanlage von den beiden Rückenseiten her immer mehr und zuletzt ganz durchgeschnürt, so werden diese beiden ursprünglichen Mesenterien der sich trennenden Darmanlage folgen, schließlich nach vollständiger Trennung in der Mitte der ventralen Medianebene aneinanderstoßen — ebenso die Leibeshöhlen — und da aus je einer Hälfte zusammen mit der des gegenüberliegenden Rückens ein neues, nach den beiden Ventralseiten zu gerichtetes Mesenterium 1,2 und 1,2 bilden. Dieser Überlegung entspricht das Bild der Fig. 46 vollständig; wieder kommt die kreuzweise Anordnung der Janusorgane ganz klar auch hier zum Ausdruck. Im selben Maße, wie die Chorden nach vorn auseinanderrücken, muß dies nun auch bei den ihnen benachbarten primären Hälften der beiden Leibeshöhlen geschehen. Sie seien mit I bezeichnet, die innenständigen mit II. Auf Fig. 45 liegen diese Teile schon so weit auseinander, daß man von einem Mesenterium 1,1 nicht mehr sprechen kann; dagegen sind die drei anderen, also 2,2, 1,2 und 1,2 noch alle vorhanden; letzteres sitzt der Vornierenblase gerade median auf. Noch weiter nach vorn zu rücken dann auch die Leibeshöhlenhälften II und II allmählich auseinander, und Mesenterium 2,2 verschwindet, endlich mit den Leibeshöhlen selbst die Mesenterien 1,2 und 1,2. In dem Bereich von Fig. 45 können sich die Leibeshöhlen- und Mesenterialverhältnisse der Natur der Sache nach nicht mehr von denen einer einfachen Duplicitas anterior unterscheiden. Um so deutlicher tun sie es von ihr nach hinten zu. Bei der Duplicitas würden in dieser Richtung bald die Leibeshöhlen II und II miteinander verschmelzen und dann die Mesenterien 1,2 und 1,2. Wir sahen erst schon (Fig. 46), daß dies hier nicht der Fall ist. Das sekundäre Mesenterium 2,2 ist vielmehr auf dem ganzen sekundären Rücken vorhanden (Fig. 46, 47, 48), mit Ausnahme einer nur auf einige wenige Schnitte sich ausdehnenden Strecke kurz vor dem After (Fig. 49). In den rückwärts von Fig. 46 gelegenen Schnitten gehen nun die Därme ihrer Verschmelzung entgegen unter Auseinander-

weichen und dadurch Verschwinden der ihnen ansitzenden Mesenterien 1,2 und 1,2. Im Bereich des gemeinsamen Darmes können wir also nur noch die Mesenterien 1,1 und 2,2 haben (Fig. 47); man beachte auf ihr auch die zwei Pancreasanlagen in ihrer Orientierung zueinander. Sie sind nicht nur auf diesem Schnitt, sondern in ganzer Ausdehnung getrennt, desgleichen die Leberanlagen mit den Gallenblasen (Fig. 46). An der Basis des sekundären Mesenteriums liegt der schon geschilderte Vornierengang. — Klarer noch zeigt die Fig. 48 die beiden Mesenterien; soweit es auf sie und den Darm ankommt, ist uns das Bild jetzt vom ersten Embryo her (Fig. 7) bekannt. Der Vollständigkeit halber sei hier noch angefügt, daß die Mesenterien 1,2 und 1,2 auf einer kleinen Strecke einen Defekt aufweisen, derart, daß sie auf ihr unterbrochen sind. Ein ganz extremer Fall solchen Verhaltens wird uns bei dem Mesenterium 2,2 eines der folgenden Tiere noch begegnen.

Die Fig. 49 und 50 mögen noch zur Ergänzung der Totalansicht und Beschreibung des Afters dienen und sind nach dem früher Gesagten ohne weiteres verständlich.

Einen recht schönen Übergang zu der zweiten, kleineren Gruppe, die hier noch betrachtet werden soll, bildet eine Larve, die sich in der Totalansicht nur dadurch von der eben geschilderten unterscheidet, daß wir an Stelle der beiden innenständigen Beinchen nur eines haben, also einen Janus tribrachius. After und sekundäres Schwänzchen geben bei diesem etwas jüngeren Stadium ein fast noch klareres Bild als dort.

Der Keim,

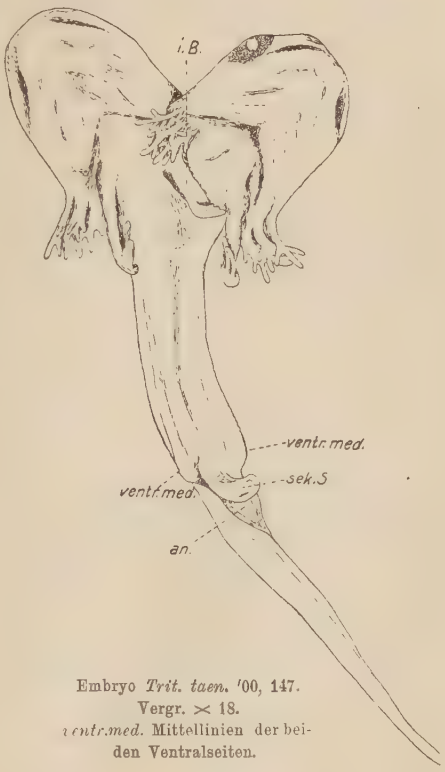
Triton taeniatus '00, 147,

wurde längs einer der beiden ersten Furchen eingeschnürt und tags darauf die Ligatur fester zugezogen. Am 3. Tag, nach Ablauf der Gastrulation, wurde sie bereits gelöst und 16 Tage später das Tier in Perényscher Flüssigkeit konserviert.

Der Embryo erweist sich in seinem Endprodukt (Textfig. 16) wieder nur etwa im letzten Drittel der Strecke von der Gabelung der Köpfe bis zum After als Janus. Der vordere Teil bietet ganz das Bild einer sehr regelmäßigen Duplicitas anterior und scheidet somit für unsere Betrachtung aus. — Die beiden Därme verschmelzen hier schon etwa zehn Schnitte vor den Chorden, eine kleine Strecke hinter Pancreas und Gallenblasen. Erst 50 Schnitte hinter ihrer Vereinigung treffen wir ein sekundäres Mesenterium (Fig. 53), das dann un-

unterbrochen durchgeht bis vor den After. Viel früher wird aber ein sekundärer Rücken doch schon dadurch angedeutet, daß die Gänge der innenständigen Vornieren zwischen den beiden Leibeshöhlen in ventraler Richtung nach hinten zu ziehen, zunächst sieben Schnitte eng nebeneinander (Fig. 51). Dann vereinigen sie sich, und der so entstandene Gang verläuft in der Medianlinie der sekundären Rückenseite (Fig. 52) bis dahin, wo das Mesenterium auftaucht. Weiter nach hinten, und zwar gerade vom Beginn des sekundären Mesenteriums ab, sind es wieder zwei Gänge (Fig. 53); jedoch läßt sich nur der rechte von diesen, auf der Figur links, nach vorn in den gemeinsamen Gang verfolgen, während sein Zusammenhang mit dem linken, wenn er je bestanden hat, gelöst ist. Das Lumen des linken ist meistens kleiner, stellenweise auch größer als das des rechten. Weiter rückwärts kommt der linke mehr in den Winkel zwischen den Mesenterien zu liegen; in dieser Weise zieht der kleinere Gang 34 Schnitte neben dem größeren her und geht dann in ihn über, sieben Schnitte nur vor dessen Mündung in den After (Fig. 54). Diese und der After selbst sind so genau die gleichen wie beim vorigen Tier, daß man sie von jenem gar nicht zu unterscheiden vermag. — Es ist sicher kein Zufall, daß an der gleichen Stelle das Mesenterium auftritt und die Vornierengänge wieder doppelt werden.

Fig. 16.



Embryo *Trit. taen.* '00, 147.
Vergr. × 18.
ventr.med. Mittellinien der beiden Ventralseiten.

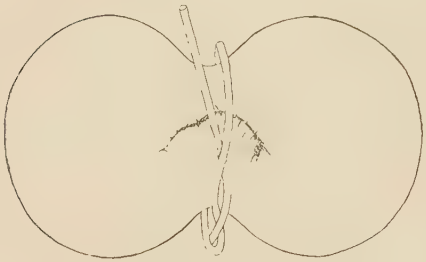
Während in allen bisherigen Fällen der sekundäre Rücken in ein, wenn auch noch so defektes, Schwänzchen auslief, so fehlt in dem nun zu besprechenden Fall auch dieses, und vom ganzen Rücken bleibt, abgesehen von einem relativ kurzen Medullarstummel, nichts

mehr übrig als Spuren eines dorsalen Flossensaumes, eines sekundären Mesenteriums und eines Vornierenganges.

Aus dem Protokoll dieses wichtigen Falles sei folgendes mitgeteilt:

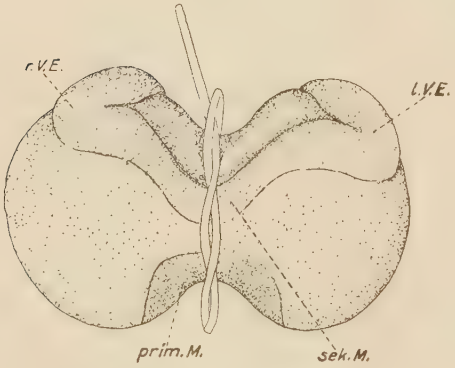
Triton taeniatus '09, 89.

Fig. 17.



Trit. taen. '09, 89. Gastrula. Vergr. × 30. Urmund ohne jegliches Anzeichen einer Verdoppelung.

Fig. 18.



Dasselbe Objekt wie Fig. 17. Neurula. Vergr. × 30. Die sekundäre Medulla beschränkt sich auf einen kurzen Stummel und erreicht nicht mehr den Urmund.

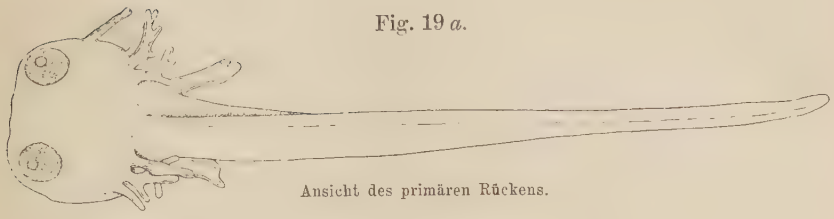
Den Keim habe ich erst im späten Blastulastadium am 2. VII. eingeschnürt. Nach 2 Tagen bot er das Bild der Textfig. 17. Wie genau median die Ligatur um den Keim gelegt wurde, sehen wir nicht nur daran, daß sie ihn halbiert, als besonders daran, daß sie auch genau mitten über Vorder- und Hinterende der Medullaranlage zieht. Mit Schluß der Wülste wandelt sich die schon in der Textfigur 18 angedeutete median gelegene vorderste Spitze der Wülste zu einem kleinen Medullarstummel um. Der Urmund zeigte auch bei diesem Tier nicht die geringsten Merkmale, an denen sich etwa schon eine Janusanlage hätte erkennen lassen (Textfig. 17). Nach Anfertigung der in Textfig. 18 wiedergegebenen Zeichnung wurde die Ligatur gelöst und das Tier am 5. VII. konserviert.

Die Larve ließ im Leben zwei kräftig pulsierende Herzen erkennen. Meist schwamm sie in normaler Orientierung des primären Rückens ebenso munter und geschickt wie eine normale.

Die beiden Gesichter (Textfig. 19*c* und 19*d*) gleichen sich so sehr, daß man die von den Bauchseiten aufgenommenen Zeichnungen nur durch die Lage des Afters, der Kiemen und Extremitäten, die

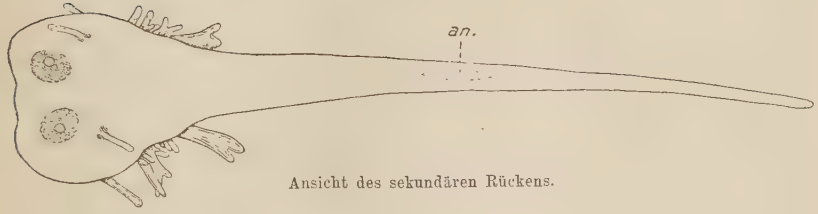
Fig. 19 *a*—19 *d*. Larve *Trit. taen.* '09, 89. Vergr. $\times$ 16.

Fig. 19 *a*.



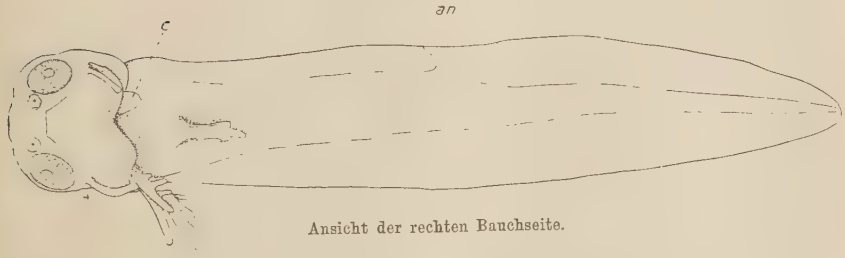
Ansicht des primären Rückens.

Fig. 19 *b*.



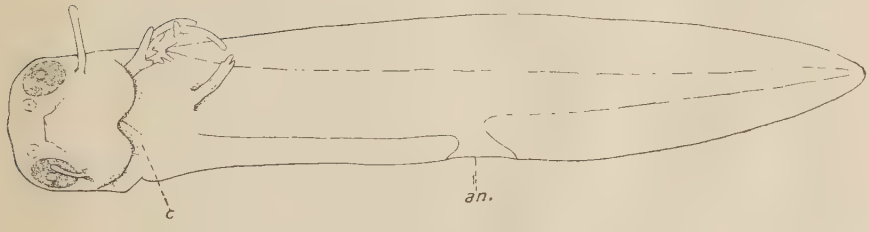
Ansicht des sekundären Rückens.

Fig. 19 *c*.



Ansicht der rechten Bauchseite.

Fig. 19 *d*.



Ansicht der linken Bauchseite.

einfach sind, voneinander unterscheiden kann. Die Kieferbogenfortsätze sind den Augen entsprechend in der Vierzahl und gut entwickelt, die Mundöffnungen und Riechgruben am Totalpräparat schon ganz deutlich zu erkennen. Der Kopf der Doppelbildung erscheint von der primären bzw. sekundären Rückenseite her ziemlich verbreitert. Der Körper selbst weist sonst äußerlich keine Anzeichen von Verdoppelung auf. Trotzdem reicht sie aber, wie wir aus den Schnitten ersehen werden, sehr weit nach hinten, und zwar nicht nur in dem Darm und seinen Anhangsorganen, sondern auch in unzweideutigen Spuren eines sekundären Rückens.

Die Verdoppelung der Vorderenden ist im Vergleich mit den vorangegangenen Fällen sehr gering. Die Köpfe sind, wie beim ersten Tier, äußerlich ja überhaupt nicht mehr getrennt. Der Kreuzungspunkt der Hirne liegt denn auch schon an der Grenze des ersten Drittels des Mittelhirnes (Fig. 55), und die beiden Infundibula sind dicht aneinander gerückt (Fig. 56). Die dem sekundären Rücken zugehörigen Hälften der Vorder- und Mittelhirne sind zum mindesten ebenso stark wie die des primären (Fig. 55). Auch zwischen den vier Riechgruben besteht kaum ein Größenunterschied. Die innenständigen Augen sind nur wenig kleiner als die außenständigen, alle vier aber in derselben histologischen Ausbildung (überall ist die Retina deutlich geschichtet und die Linsen bestehen größtenteils schon aus Fasern). Durch die innenständigen Augen wird das Mittelhirn in seinem hinteren Teil so eingeengt, daß vom Ventrikel nur noch ein feinster Spalt zwischen seinen Wänden übrig bleibt. Allmählich geht dieser über in einen kleinen Ventrikel, den man wegen seiner Breite und der Lage des Hirnteiles gut als Hinterhirnventrikel ansprechen kann. Hier ist auf den Schnitten der Stummel bereits ganz vom übrigen Hirn getrennt und zeigt wie die anderen an der Ventralseite Fasersubstanz, verhältnismäßig sehr viel. Nur durch sie und ihre scharfe Tingierung mit Pikroindigokarmin ist es möglich, den folgenden Abschnitt der Medulla überhaupt mit Sicherheit zu erkennen. Hinter den Augen nimmt sie nämlich sehr rasch einen ganz kleinen Umfang an und besteht dabei fast bloß aus Fasersubstanz; ventral liegt ihr hier eine einzige große Hörblase an, an der auf den Schnitten (Fig. 57) die beiden Komponenten, die sie bilden, noch deutlich zu erkennen sind. Im hinteren Teil der Hörblase wird die Medulla wieder größer und größer, überragt sie um sieben Schnitte und endigt kolbig in einer dünnwandigen Blase, eine Erscheinung, die häufig zu beobachten und nur pathologisch zu bewerten ist (Hydrops).

Auf der hinteren Strecke der Medulla und noch einige Schnitte darüber hinaus ist der sekundäre Rücken schon äußerlich durch einen häutigen, mit Bindegewebszellen erfüllten Grat markiert (Fig. 60).

An diesem Verhältnis zwischen Hörblase und Medulla ist zweierlei von Wichtigkeit. Einmal die gegenseitige Lage. Die Hörblasen waren ja bei ihrer Entstehung durch die, wenn auch noch so schmale, Medullarplatte getrennt. Wenn sie also jetzt als einheitliches Gebilde ventral von ihr sich finden, so muß eine sekundäre Verschmelzung zweier Anlagen stattgefunden haben. Während in den meisten Fällen ähnlicher Art eine sekundäre Verschmelzung nicht mit Sicherheit nachweisbar ist, fordern die Verhältnisse hier sie zwingend. Die Hörblasen entstehen seitlich von der Medulla als Einstülpungen des Ectodermes. Sie konnten schon deshalb nur auf dem Wege sekundärer Verschmelzung ihre Form und vor allem ihre ventrale Lage gewinnen. Spemann hat ('03, S. 580 ff., Taf. XX Fig. 4 und 13) ähnlich bei schon verschmolzenen Chorden im oberen Winkel der beiden Komponenten Muskulatur gefunden und daraus auch die erst sekundäre Verschmelzung dieser Chorden in dem Bereich gefolgert. Den von ihm selbst dort als möglich, wenn auch als kaum berechtigt angegebenen Einwand, daß diese Muskulatur immerhin erst sekundär nach hinten verschoben sein könnte, können wir hier für die Medulla wohl mit voller Sicherheit ausschließen. Dagegen spricht die Lage der Medulla genau in der Medianlinie der Hörblase und besonders der Umstand, daß sie doch noch ein ziemlich beträchtliches Stück über die Hörblase hinausgeht. — Von Bedeutung ist ferner das Größenverhältnis zwischen sekundärer Medulla und Hörblase. Die beiden Komponenten der letzteren sind allerdings verkleinert und jede nur etwa halb so groß als eine außenständige Hörblase. Aber immerhin steht die Abnahme ihrer Größe in keinem Verhältnis zur Medulla, die zu einem dünnen Faden verkümmert ist. Die auch bei anderen experimentellen Untersuchungen schon nachgewiesene Tatsache, daß die Entwickelung der Hörblasen unabhängig von der Medulla sich vollzieht, wird durch den vorstehenden Befund aufs neue bestätigt.

Wir verfolgen den sekundären Rücken weiter und finden das bereits erwähnte blasig aufgetriebene Ende der Medulla in der Höhe des hinteren Teiles der Herzen, nur einen Schnitt vor Fig. 60. Wir erwarten nun, auf der sekundären Rückenseite in den nächsten Schnitten Vornierentrichtern und -kanälchen zu begegnen. Beide fehlen jedoch vollständig, und wir finden gleich hinter dem Ende der Medulla und etwas rechts von ihr nur einen Kanal, der nach seinem

ganzen Aussehen und nach seiner Lage nichts anderes sein kann als ein verschmolzener Vornierengang (Fig. 60). Er dehnt sich nur über sieben Schnitte aus und endigt blind. Weiter hinten tritt wieder ein median gelegener rundlicher Zellstrang auf, dessen Kerne auf den Schnitten die Anordnung eines obliterierten Ganges zeigen; auf einer Stelle ist sogar noch ein kleines, aber völlig deutliches Lumen nachzuweisen (Fig. 62).

Wir hätten hier also Vornierengang ohne Vorniere selbst. Auch wenn man den ja ziemlich weit vorn gelegenen vorderen Gang als rudimentärste Vorniere auffassen wollte, so wären doch die beiden Gänge in ihrer ganzen Ausdehnung — insgesamt nur über 12 Schnitte — so außerordentlich klein, daß ihre Anlagen auch im frühesten Entwickelungsstadium niemals eine eigentliche Vornierenanlage haben darstellen können. Überdies ist das hintere Stückchen Gang so sehr weit vom vorderen getrennt, daß hier jedenfalls von einer Entstehung desselben durch Auswachsen der Vornierenanlage nicht die Rede sein kann. Dieser Gang muß in loco entstanden sein.

Ein sekundäres Mesenterium finden wir auf der Höhe der Fig. 60 nicht. Doch spricht für sein früheres Vorhandensein die Lage des Vornierenganges, der über das Niveau der Leibeswand hinweg in die Leibeshöhle hineinragt. Erst kurz vor der Stelle, wo wieder ein Gang, diesmal dem Darm angelagert, auftritt (Fig. 62), finden sich außer ähnlichen medianen Vorragungen des parietalen Blattes der Leibeshöhle, denen solche der visceralen entsprechen, tatsächlich noch verbindende Stränge (Fig. 61). Der Schluß ist wohl nicht abzuweisen, daß es sich hier um letzte Reste eines im Schwinden begriffenen sekundären Mesenteriums handelt. Bei diesem Schwund wäre dann der vordere Gang bei der Leibeswand, der hintere beim Darm verblieben.

Infolge des vorgeschrittenen Alters der Larve war eine Rekonstruktion des Kopfskelettes möglich (Fig. 58 und 59); durch diese Figuren ergänzen wir noch das Bild, das wir bisher über die Configuration des Januskopfes gewonnen haben.

Am Visceralskelett (Fig. 58) zeigen die dem primären Rücken angehörenden äußeren Teile der Bögen normale Zahl und Ausbildung; die innenständigen Hälften dagegen, zum sekundären Rücken gehörig, sind defekt: am Kieferbogen sind Quadratum und Unterkiefer verschmolzen bzw. ungegliedert geblieben, d. h. es sind zwei deutliche Knorpelcentren durch Vorknorpel verbunden. Die Hyoide sind zwar bedeutend schwächer als die außenständigen, aber sonst in ihrem Bau normal. Rechts kommt zu ihnen noch ein erster und ein ganz

schmächtiger zweiter Kiemenbogen, während links an der betreffenden Stelle nur ein breiter, ungegliederter Knorpel liegt. Entsprechend in Zahl und Ausbildung sind die Kiemenfalten, außenständige jederseits fünf, innenständige drei rechte und zwei linke.

Vollkommener als das Kiemenskelett finden wir die Anlage des Schädelskelettes (Fig. 59), dessen Betrachtung wir im Anschluß daran hier einschalten wollen. Es ist so regelmäßig gebaut, daß die dorsale Symmetrieebene, die wir durch die Gesamtanlage legen können, diese in fast völlig gleiche Teile zerlegt. Der Winkel, den die beiden Symmetrieebenen der Köpfe miteinander bilden, ist fast zu zwei R angewachsen. Der ganze Schädel besteht hier noch aus der Basalplatte und den Schädelseitenwänden oder Trabekeln, an denen das vorerwähnte Quadratum sitzt. Zu den beiden Seiten der dorsalen Symmetrieebene liegen zwei Kopfskelette, die alle Teile des normalen aufweisen. Von den außenständigen Hälften weichen die innenständigen nur dadurch ab, daß einzelne Teile in der dorsalen Mittellinie unbedeutende Verschmelzungen miteinander eingehen. Bezüglich der Form weichen die innenständigen Teile von den außenständigen nicht ab. Verschmolzen sind miteinander die kleinen hinteren Fortsätze der Trabekel; sie umfassen wie eine Basalplatte etwas den Medullarstummel da, wo er sich eben vom übrigen Hirn loslöst. Hier schließt ein Skelettstück an, das der eigentlichen Basalplatte entspricht und sich vorschiebt zwischen die beiden Infundibula der primären Basalplatte entgegen, die es beinahe erreicht. Der Vergleich des Schädelskelettes mit dem Hirn zeigt eine fast genaue Anpassung des ersteren an das letztere.

Die noch übrig bleibenden Organe brauchen wir nur kurz zu skizzieren; sie bieten nichts Besonderes. Die Vorderdärme verschmelzen noch im Bereich der Kiemenfalten. Der nun einheitliche Darm zeigt im weiteren Verlauf die Duplicität seiner Anlage besonders dadurch, daß in sein Duodenum jederseits ein Ductus choledochus einmündet; es sind zwei gleich gut entwickelte Lebern mit Ductus hepatici und Gallenblasen vorhanden. Dagegen ist das Pancreas einfach. Hinter den Lebern finden wir, abgesehen von den bereits beschriebenen Rudimenten eines Mesenteriums und Vornierenganges, keine Spur von Verdoppelung mehr. In den normalen After münden nur die zwei Vornierengänge des primären Rückens. Ein sekundäres Schwänzchen fehlt vollständig.

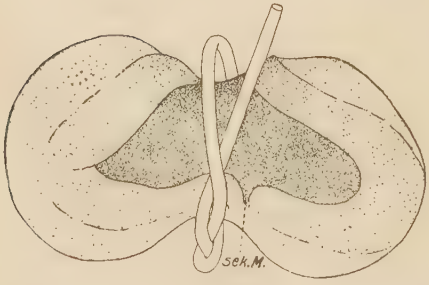
Endlich sind wie immer zwei Herzen noch zu erwähnen; das rechte von ihnen ist invers; im übrigen zeigen sie nichts Besonderes.

In den beiden folgenden und letzten Fällen fehlen auch die geringsten Spuren eines sekundären Rückens. Nur der kurze sekundäre Medullarstummel ist übrig geblieben, und von der Stelle an, wo die vordere Verdoppelung aufhört, finden wir tatsächlich ganz die Verhältnisse vor wie bei einem normalen Embryo. Mit Rücksicht darauf werden wir auch von nun ab nicht mehr von einer sekundären Rückenseite, sondern nur von einer Ventralseite sprechen dürfen. Da es sich im wesentlichen um eine Janusbildung des Kopfabschnittes handelt, so ließen sich diese Tiere in Analogie zur Duplicitas anterior wohl treffend als Janus anterior bezeichnen. In diesem Bereich sind indessen die Charakteristika der Janusbildung ebenso typisch wie in den vorhergegangenen Fällen, wo sie sich auf die ganze Länge des Tieres erstreckten; bei dem allmählichen Übergang zwischen den beiden Gruppen muß wohl auch die prinzipiell gleiche Genese angenommen werden. Die beiden noch zu schildernden Tiere unterscheiden sich nur durch den verschiedenen Grad der Trennung der Vorderenden.

Triton taeniatus '00, 22.

16. IV. Längs der ersten Furche eingeschnürt.
18. IV. Urmund kreisförmig.
22. IV. 2.45—3.45 Nm. Neurula, wie sie vorstehende Zeichnung wiedergibt (Textfig. 20), 8.15 Nm. Ligatur gelöst.
21. IV. 10 Vm. Zwei gleich große Kopfanlagen mit Augenblasen.
30. IV. 10 Vm. konserviert.

Fig. 20.



Trit. taen. '00, 22. Neurula. Vergr. × 27. Die sekundäre Medulla besteht nur aus einem unscheinbaren Stummelchen.

Die nebenstehende Figur (Textfig. 20) zeigt die Neurula von vorn und oben. Wir erkennen die doppelte Kopfanlage der früheren Figuren wieder, sehen aber die sekundäre Medulla reduziert auf ein kleines Stückchen Medullarplatte, das sich vorn keilförmig zwischen die beiden Kopfanlagen drängt und weit vom Urmund entfernt bleibt. An ihn tritt nur das Hinterende der primären Medulla heran. Prinzipiell ist also hier das Verhalten das gleiche wie etwa bei dem vorangegangenen Embryo, *Trit. taen.* '00, 10 (Textfig. 18); das Keilstück ist nur beträchtlich kleiner als dort.

Trotz der sehr schwachen Ausbildung des Medullarstummels, — so wollen wir diese Rudimente einer sekundären Medulla bezeichnen —, finden wir einen sehr schönen Januskopf. Sein Hirn zeigen die Fig. 63 und 64 in Oberflächenansichten von oben und unten und in zwei charakteristischen Schnitten (Fig. 65 und 66). Es ist ein außerordentlich symmetrisches Gebilde. Die innenständigen Augen und Hörblasen, letztere dicht aneinander gelagert (Fig. 61), aber doch durch ihre Wände völlig getrennt, unterscheiden sich in ihrer Größe kaum von den außenständigen. Augenbecher und Linsen sind bei allen vier Augen gleich gut entwickelt. In der Retina beginnt bereits die Schichtung sich anzudeuten. Die Linsen bestehen zum größten Teil aus Fasern. Die Nervi optici sind wohl ausgebildet (Fig. 66). Unterhalb der Augen sitzen, ihnen entsprechend, vier Bardelfäden. Je zwei Riechgruben schieben sich in normaler Weise zwischen Augen und Vorderhirnen ein. Zwischen den Hörblasen kommt der Medullarstummel zum Vorschein (Fig 64); er endigt bereits vier Schnitte hinter ihnen als dünner Zellstrang und ist hier in ganzer Ausdehnung rekonstruiert. — Die Chorda ist gegabelt, reicht aber nicht an die beiden Infundibula heran (Fig. 64).

Die Gabelung der Hirne liegt in der Grenze des Mittel- und Hinterhirnes (Fig. 65); die beiden außenständigen Mittelhirnwände biegen um in die Wände des primären Hinterhirnes, die innenständigen in die des sekundären. Letzteres ist auf der Fig. 65 erst im Anschnitt getroffen, zeigt aber auf den weiteren Schnitten ganz typisch die normale Ausbildung, nur in etwas kleinerem Maßstab (Fig. 66). Die Wände sind dabei ziemlich ebenso stark wie die des primären; der Größenunterschied wird hauptsächlich durch die Größe der Ventrikel bedingt.

Der Medullarstummel hat ventral Fasersubstanz, wie wir es ja früher schon sahen. Hinter seinem Ende ist von einem sekundären Rücken keine Spur.

Die Mundbuchten sind noch nicht durchgebrochen. Die Vorderdärme vereinigen sich entsprechend den Hirnen schon nach einer kurzen Strecke. Innenständige Kiemenfalten und -bogen sind ziemlich gut entwickelt, obwohl die äußeren innenständigen Kiemen nur sehr schwach ausgebildet sind. Die Vorderextremitäten sind einfach.

Herzen sind zwei vorhanden, beide Schläuche normal gedreht. Schon die Anlage der Leber ist einheitlich, und der Dotterdarm zeigt nichts mehr, was auf eine Verdoppelung könnte schließen lassen.

Diese endigt hier auffallend weit vorn. Im nächsten Fall sind die Hirne beträchtlich weniger voneinander getrennt, und die Duplicität der Anlagen erstreckt sich dennoch weiter nach hinten.

Einen schönen Übergang bezüglich des Hirnes von diesem zu dem unseres letzten, wieder etwas jüngeren Tieres zeigen die Fig. 55 und 56 der vorangegangenen Larve.

Triton taeniatus '00, 126

wurde am 12. VI. längs einer der beiden ersten Furchen eingeschnürt und die Ligatur während des Überganges von der Morula zur Blastula stärker angezogen. Am 15. VI. war ein Janus partialis an der Lage von vier primären Augenblasen zu erkennen. 4 Tage später wurde das Tier konserviert.

Fig. 67 und 68 sind Oberflächenansichten des Hirnes von der Dorsal- und Ventralseite, Fig. 69 und 70 zwei Schnitte durch dasselbe. Wie wir an ihnen sehen, ist es das regelmäßigste von allen. Die Unterschiede zum voraufgegangenen Tier liegen klar zu Tage. Der Grad der Trennung beider Köpfe ist über die Fig. 55 und 56 hinaus noch vermindert. Dadurch, daß das Hirn von den beiden Seiten seiner Vorderenden her bis an die Grenzen der Vorder- bzw. Zwischenhirne gewissermaßen zusammengezogen ist, erscheint es in seiner Hauptsymmetrieebene beträchtlich in die Länge gezogen (Fig. 67 und 68). Das Infundibulum ist fast einheitlich geworden (Fig. 68). Bezüglich der Hauptsinnesorgane will ich nur darauf hinweisen, daß hier die zwei innenständigen Hörblasen bedeutend kleiner sind als die außenständigen, und von ihnen selbst wieder die linke nur etwa ein Drittel so groß ist als die rechte. Augen und Riechgruben entsprechen denen unseres letzten Falles.

Der Medullarstummel verhält sich genau wie der der vorigen Larve. Sein Ende liegt fünf Schnitte nur hinter den Hörblasen. — Die Chorda ist einfach (Fig. 68).

Die Vorderdärme verschmelzen sehr bald, schon im vordersten Bereich der Hörblasen. Die innenständigen Kiemenfalten und -bogen sind sehr defekt. Rückwärts von ihnen macht der Darm, von seinem Umfang abgesehen, einen einheitlichen Eindruck. Daß er es aber tatsächlich nicht ist, beweisen zwei Leberanlagen, die ihm noch mit breitem Leberstiel ansitzen. Die Leberanlagen sind in der Ventrallinie — entsprechend der sekundären Rückenlinie — miteinander vereinigt. Wie weit die doppelte Anlage des Darmes über diese Stelle hinausreicht, läßt sich mit Sicherheit nicht feststellen; ein

kleineres Stück, durch besondere Breite charakterisiert, ist es aber bestimmt noch.

Vor und zu beiden Seiten der verschmolzenen Leberanlagen liegen die beiden Herzen, welche normalen Bau zeigen und nicht invers sind. Ihre innenständigen Gefäße sind, wie die entsprechenden Organe, entweder auch defekt oder fehlen ganz. Wie sie sich im einzelnen verhalten, ist für unsere Betrachtungen bedeutungslos.

Wir haben im vorstehenden Tier nun auch den Grad schwächster Trennung der Vorderenden erreicht, bei dem ohne mehr oder minder große Defekte eine Janusbildung eben noch möglich ist.

Zusammenfassung der Ergebnisse und theoretische Verwertung.

An den Keimen von *Triton taeniatus* lassen sich künstlich durch mediane Einschnürung in frühen Entwickelungsstadien, vom Beginn der Furchung bis zur Gastrulation, neben gewöhnlichen vorderen Verdoppelungen auch Janusbildungen erzeugen.

Diese haben prinzipiell denselben Bau wie die von anderen Wirbeltieren bekannten, teils spontan entstandenen, teils experimentell gezüchteten; d. h. sie bestehen aus zwei Individualteilen, die mit ihren ventralen Hälften wechselseitig verwachsen sind, derart, daß zwei opponierte Rückenseiten und zwei dazu rechtwinkelig orientierte Bauchseiten entstehen (vgl. das Schema der Textfig. 1—4). Von einigen nicht wesentlichen kleinen Unregelmäßigkeiten abgesehen, prägt sich dieser Bau am besten an unserem ersten Tier (Fig. 1—13, Textfig. 6) aus. Die Kreuzungsstelle des Centralnervensystemes erfolgt im Bereich des Mittelhirnes. Von hier aus liegen nach vorn zu in der ventralen Medianlinie die vorderen Abschnitte beider Hirne, nach hinten zu in der dorsalen die hinteren Hirnteile mit den anschließenden Medullen; beide sind in voller Ausbildung vorhanden. Dem Bau des Doppelhirnes entspricht die Vierzahl der Hauptsinnesorgane. Der eine der beiden Rücken ist nur auf einer kurzen Strecke im Besitze einer Chorda (Fig. 10, 11, Textfig. 6); auch die Muskulatur ist stellenweise weniger gut entwickelt Dieser Rücken wäre demnach als sekundär zu bezeichnen. Der Darm ist nur in seinem vordersten Abschnitt gegabelt, so daß schon der Kiemendarm verschmolzen ist. Kiemenfalten, -bogen und äußere Kiemen samt ihren Blutgefäßen sind in doppelten Paaren und typischer Anordnung vorhanden. Weiter nach rückwärts treffen wir in der ventralen Medianlinie zwei in nor-

maler Weise gewundene Herzschläuche mit allen Arterien und Venen in normalem Verlauf. Hinter dem Herzen liegt je eine Leber, mit dem Darm noch durch einen breiten Leberstiel verbunden. Eine Strecke weit behalten wir dann zunächst den gemeinsamen Darm, bis im Bereich des Enddarmes wieder eine der vorderen gleichsinnige Gabelung erfolgt. Dem linken Enddarm fehlt der After. Primäre und sekundäre Leibeshöhle und die Mesenterien sind gleich vollkommen ausgebildet und entsprechen der Textfigur 2. Ebenso entsprechen der primären Vorniere mit ihren zwei Paar Trichtern und beiden Gängen in fast gleicher Entwickelung eine sekundäre, deren Gänge mit den primären in typischer Weise im rechten bzw. linken Enddarm münden.

Auf Grund dieser Übereinstimmungen müssen die geschilderten Doppelbildungen zweifellos zu den als Janusbildungen bekannten gerechnet werden; zugleich aber erweitern sie diese Kategorie infolge nicht unwesentlicher Abweichungen; auf ihnen beruht ein großer Teil ihres speziellen Interesses.

Der erste Unterschied besteht in der ganz geringen Gabelung des Hinterendes. Beim menschlichen bzw. Säugetierjanus (Cephalothoracopagus) teilt sich schon gleich unterhalb des Nabels der gemeinsame Körperabschnitt in zwei freie Hinterenden. Damit hängt es zusammen, daß wir da vom hinteren Teil des Dünndarmes an auch wieder zwei getrennte Därme haben. Demgegenüber ist bei den geschilderten Tieren die Regel, daß die Individualteile verschmolzen bleiben bis an den After. Dieser selbst ist bei den Embryonen mit opponierten Schwänzen deutlich gegabelt, und zwar so, daß er in der Gestalt des Januskreuzes, das entsprechend der ausschließlich centralen Lage wesentlich verkürzte Schenkel besitzt, die hintere Gabelstelle des Janus bildet. Bei den Tieren mit seitlichem Schwänzchen und dem Janus anterior ist der After einheitlich und gehört bloß dem Hauptschwanz an. Eine Ausnahme macht nur eben der eine Fall (Textfig. 6); bei ihm teilt sich der gemeinsame Darm in zwei Enddärme. Hier kommt also deutlich das beim Säugetierjanus herrschende Prinzip zur Geltung. Daß die Gabelstelle etwas nach hinten verschoben ist, ist nicht von allzu großer Bedeutung, zumal ja beim Menschen selbst Abweichungen von der Norm möglich sind. So findet in dem von Vrolik ('49) beschriebenen Cephalothoracopagus monosymmetros synotus die Teilung auch erst hinter dem Coecum statt, so daß also nur die Dickdärme verdoppelt sind. Mit ihm scheint mir der vorliegende Fall in diesem Punkt ziemlich identisch zu sein.

Eine weitere Eigentümlichkeit zeigt sich bei den geschilderten Tieren darin, daß ihre Vorderenden verschieden weit getrennt sein können. Bei sämtlichen bisher bekannt gewordenen Janusbildungen, einschließlich der Schultze- und Wetzelschen Larven, ist der Grad der vorderen Trennung annähernd der gleiche; die Schwankungen sind so gering, daß sie in der äußeren Gestalt nirgends zum Ausdruck kommen. Diesen Formen entsprechen von unseren Tieren die, deren Doppelköpfe in Richtung der dorsalen Symmetrieebene stark auseinandergezogen erscheinen (Fig. 1, 2 und Textfig. 6, Fig. 67 und 68, ferner der Embryo der Texttig. 19*a*—19*d* und Fig. 55). Alle die übrigen Tiere, bei denen wir zwei äußerlich schon mehr oder minder weit getrennte Köpfe hatten, stellen eine neue Gruppe dar. Den Übergang zu ihr bildet der Embryo '09, 22 mit seinem Fig. 63 und 64 abgebildeten Hirn; den weitesten Grad der Trennung haben die beiden ältesten Tiere, *Trit. taen.* '00, 56 und '00, 147 erreicht (Textfig. 15 und 16).

Ist die Opposition beider Individualteile sehr vollkommen, so kann auch die Ausbildung der innenständigen Organe eine sehr gute sein. Demgemäß sind die Vorderextremitäten auch in verschiedener Zahl zur Ausbildung gekommen. Vier hatte nur ein Embryo, der älteste (Textfig. 15; »J. tetrabrachius«); sonst fehlt entweder das eine innenständige Beinchen (Fig. 8 und 9), oder die beiden innenständigen sind verschmolzen (Textfig. 12 und 16, »J. tribrachius«). Sie können aber trotz ziemlich vollkommener Opposition auch ganz fehlen (Textfig. 19*a*—19*d*). Hierher gehören auch die Fälle mit nur ausgesprochen vorderer Janusbildung.

Die äußeren Kiemen sind fast durchweg verdoppelt, die innenständigen meist entsprechend kleiner als die außenständigen. Nur in einem Falle fehlen die ersteren, und zwar da vollständig (Textfig. 19*a*—19*d*).

Die Kreuzungsstelle des Centralnervensystemes schwankt innerhalb weiter Grenzen. Die Spaltung kann nur das Vorderhirn treffen; sie kann sich aber auch über das Hinterhirn hinaus bis weit ins Rückenmark erstrecken (*Trit. taen.* '00, 56 und '00, 147). Am häufigsten waren die Fälle, wo die Gabelung im Mittel- oder Hinterhirn erfolgte. Das Volumen der beiden zu je einem Kopf gehörigen Hirnteile ist bei nicht defekten Tieren im allgemeinen etwa gleich groß. Defekte des Hirnes erstreckten sich stets nur auf einen Kopf. Sie sind sehr mannigfaltig und können so weit gehen, daß ein kleiner Kopf nur einen fast ungegliederten Medullarstummel als Hirn aufweist (*Trit. taen.* '00, 11).

Bei wohl ausgebildeten Köpfen sind naturgemäß alle Sinnesorgane in normaler Weise und Zahl angeordnet, d. h. entsprechend dem eingangs gegebenen Schema (Textfig. 1). Die innenständigen Augen sind fast stets annähernd ebensogroß wie die außenständigen und immer ebensoweit in der Entwickelung vorgeschritten. — Das gleiche ist der Fall bei den Riechgruben. — Die innenständigen Hörblasen sind auch bei regelmäßig gebauten Hirnen gelegentlich von ziemlich abweichenden Größenverhältnissen. Ihr Umfang steht zu dem der benachbarten Teile des Hirnes und der Medulla in keinem festen Verhältnis.

Bei den defekten Köpfen kommen die verschiedensten Grade von Cyclopie und Synotie vor, ferner Annäherung und Verschmelzung beider Riechgruben (Cebocephalie).

Die Gabelstelle des Darmes steht natürlich zu der des Hirnes in enger Beziehung, und ihre Lage variiert daher in gleichem Maße. Die Kreuzung kann schon im Bereich des Kiemendarmes erfolgen oder von da an den verschiedensten Stellen, bis kurz hinter der Region des Pancreas und der Gallenblase; sie hat also einen ziemlich weiten Spielraum. Ich hebe das besonders deshalb hervor, weil beim menschlichen Janus diese Gabelstelle fixiert ist. Die Trennung der Vorderenden erstreckt sich da nur auf den Oesophagus. In der Mehrzahl unserer Fälle erfolgt nun die Vereinigung der Vorderdärme kurz vor dem Ansatz der beiden Leberstiele bzw. — bei älteren Tieren — vor der Einmündung der Gallengänge. Die einzelnen Teile des Verdauungstractus ließen sich oft infolge der Jugend der Tiere noch nicht immer so scharf trennen.

Zwischen primärem und sekundärem Darmanteil kann man hinter der Gabelstelle morphologisch keine Grenze mehr ziehen. Infolge der centralen Lage sind beide innig miteinander verschmolzen und stellen so einen einheitlichen Darm dar, der allerdings durch die Duplicität der Vena omphalo-mesenterica, in den Fällen des opponierten Schwänzchens überdies durch den Bau seines Afters noch deutlich genug zeigt, daß er zwei Anlagen entspricht.

Was die Anhangsorgane des Darmes betrifft, so ergibt sich aus der Verdoppelung des Vorderdarmes natürlich eine solche der Kiemenhöhle mit den Kiemenfalten und Kiemenbogen. Die innenständigen Falten und Bogen sind häufig in verschiedenem Maße defekt. Die Kiemenanhänge können dabei ziemlich gut entwickelt sein, und andererseits können sie völlig fehlen, trotzdem innere Kiemenorgane vorhanden sind (vgl. Textfig. 19 *a*—19 *d* und Fig. 58).

Die Leber mit Gallenblase und Ductus choledochus ist stets verdoppelt. In einem nicht abgebildeten Fall gehen jedoch die innenständigen Leberstiele ineinander über, so daß bei der Weiterentwickelung jedenfalls ein zunächst gemeinsamer und dann erst sich gabelnder Ductus choledochus entstanden wäre. — Das Pancreas ist bei dem Embryo '00, 56 verdoppelt.

Den Aufbau des Darmtractus samt seinen Anhangsorganen aus den beiden Individualteilen ersieht man bei der Betrachtung des eingangs gegebenen Schemas (Textfig. 2 und 3) ohne weiteres. — Die weitergehende Gabelung in zwei freie Vorderenden einerseits und das bis an den After verschmolzene Hinterende andererseits machten es notwendig, für unsere Fälle von der neueren Bezeichnung »Cephalothoracopagus« abzusehen und zu der älteren und nicht so eng begrenzten Bezeichnung »Janus« zurückzukehren.

Die Herzen und das Gefäßsystem verhalten sich ähnlich wie die Hirne und Medullen. Die Herzen liegen ebenso wie die Hirne in der ventralen Mittellinie, und von einem jeden gehen nach je einer primären und sekundären Rückenhälfte die Arterien und Venen ab, mit Ausnahme natürlich der ventral verlaufenden Venae omphalomesentericae. Wie die aus der Hirnkreuzung kommenden Medullarhälften, so vereinigen sich dann eine zum linken und eine zum rechten Herzen gehörige Aortenwurzel zu einer primären bzw. sekundären Aorta.

Von besonderer Wichtigkeit ist die Tatsache, daß bei drei Tieren das eine Herz ausgesprochen invers ist, zweimal das linke, einmal das rechte. Bei drei weiteren sind beide Schläuche normal gewunden. Bei den übrigen ist das Herz derart abnorm, daß es in keiner der beiden Gruppen unterzubringen war, oder aber es war noch fast gerade gestreckt. Ohne auf die Ursachen näher einzugehen, muß ich mich hier mit dem Hinweis auf die Tatsachen begnügen, da eine eingehendere Untersuchung des Gefäßsystemes jenseits des Rahmens dieser Arbeit liegen würde. — Ob auch beim menschlichen Janus ausgesprochene Inversität vorkommt, konnte ich aus der Literatur nicht mit Sicherheit entnehmen.

Zu den beiden oben besprochenen Unterschieden kommt als dritter der ganz typisch auftretende Defekt des einen (sekundären) Rückens. Dabei bestimmt stets der kräftiger entwickelte Teil die Gesamtform des Tieres und seine Orientierung im Leben. Die zuweilen ganz kleine Anlage des sekundären Rückens ist an die große Masse des primären Anteiles gewissermaßen festgeschmiedet und wird

infolgedessen bei dem naturgemäß viel intensiveren Wachstum desselben rein mechanisch auseinandergezogen. Auf diese Weise erklärt sich das fast regelmäßig beobachtete sporadische Auftreten der sekundären Rückenorgane.

Hinsichtlich des gröberen Baues lassen sich die Tiere in zwei Unterarten einteilen. Die eine umfaßt mit der Mehrzahl der Larven alle, deren sekundärer Rücken in ganzer Ausdehnung angelegt ist und demgemäß als sein äußerstes Ende ein Schwänzchen, seitlich oder opponiert, aufweist. Die zweite Gruppe schließt die Tiere ein, die nur im vorderen Bereich als Janus ausgebildet sind. Bei ihnen läßt sich hinter den Leberanlagen, die selbst noch verdoppelt sind, eine Duplicität nicht mehr nachweisen. Beide Formen sind durch Übergänge verbunden (*Trit. taen.* '09, 89).

Verfolgen wir nun an den verschiedenen Organen, wie der — mit Ausnahme des ersten Tieres — stets wiederkehrende starke Defekt sich im einzelnen darstellt.

Die sekundäre Medulla nimmt hinter der Kreuzungsstelle stets rasch an Umfang ab und verjüngt sich dann allmählich, um verschieden weit von ihrem normalen Ende an der Schwanzspitze entfernt als ein oft fadendünner, solider Zellstrang zu endigen. Bei einem Tier reicht sie noch nahe an das sekundäre Schwänzchen heran, bei einem weiteren nur mehr durch drei Viertel des Tieres, dann bloß zur Hälfte, durch ein Drittel, ein Viertel, bis nur ein kurzer Stummel noch bleibt, der gleich hinter der Hörblase aufhört. Endlich ist es möglich, daß von der ganzen sekundären Medullaranlage nichts weiter zu finden ist als ein von der Gabelstelle zum After ziehender Pigmentstreifen (*Trit. taen.* '00, 56). Ein solcher Pigmentstreifen kann auch eine Art Fortsetzung der im vordersten Bereich des Tieres noch vorhandenen Medulla bilden, wie es in sehr schöner Weise der Embryo '09, 25 (Fig. 30—34) zeigt. Aber selbst diese letzte Andeutung einer Medullaranlage kann fehlen, und trotzdem haben wir noch ein typisches, opponiertes Janusschwänzchen und innere Organe, die an der tatsächlichen Existenz eines, wenn auch hochgradig defekten, sekundären Rückens keinen Zweifel zulassen (sekundäres Mesenterium und ein bzw. zwei Vornierengänge, Textfig. 16 und Fig. 51—54).

In den vorderen Teilen weist die sekundäre Medulla durchweg einen kleinen Centralkanal auf, der meist allseitig von Medullarsubstanz, selten dorsal nur von einem bloßen Verschlußhäutchen begrenzt wird. In den entsprechend alten Larven ist Fasersubstanz in nor-

malem Verhältnis zur Ausbildung gekommen, liegt aber nicht seitlich, sondern stets ventral in der Mitte aufgestaut. Der Centralkanal schwindet, sowie die Medulla einen sehr kleinen Umfang annimmt, völlig; es bleibt dann in der Regel der erwähnte dünne, solide Zellstrang.

Eines der merkwürdigsten Ergebnisse besteht darin, daß bei all unseren Tieren, auch der großen Anzahl, die zur Publikation nicht verwandt wurden, nur in jenem einzigen Fall sekundäre Chorda vorhanden war (Fig. 10 und 11) und selbst da nur auf einer relativ kleinen Strecke (Textfig. 6), trotz der durchgehends so vorzüglichen Ausbildung der anderen Organe auf diesem sekundären Rücken. Eine Gabelung der primären Chorda in Richtung auf die beiden Infundibula im Sinne einer einfachen Duplicitas anterior hat mehrfach statt und im Zusammenhang mit ihr bei drei Fällen eine minimale Aufstauung von Chordamaterial zwischen ihren beiden Vorderenden; durch sie entsteht wenigstens eine schwache Andeutung des sonst so typischen Januskreuzes.

Nach unseren bisherigen Beobachtungen ist der Defekt der Chorda entweder ein ursprünglicher, oder aber die Chorda war zunächst vorhanden und ist dann wieder geschwunden. Bei der ersten Annahme besteht eine gewisse Analogie zur Cyclopie (vgl. S. 124 ff. und Fig. 1—4) und ihrer Entstehung durch Ausfall eines medianen Keilstückes. In der gleichen Weise können wir uns einen keilförmigen Defekt in der dorsalen Medianlinie vorstellen. Sehen wir uns einmal Fig. 5 genauer an. An der dem sekundären Rücken zugekehrten Darmhälfte können wir wegen ihrer histologisch überall gleichen Beschaffenheit nicht nachweisen, ob sie nur etwa in toto verkleinert ist oder durch Wegfall einer medianen Strecke. Wohl aber beweisen uns das letztere die anderen Organe. Die sekundären Aortenwurzeln liegen dicht aneinander, während die primären noch völlig seitlich verlaufen. Dabei befinden wir uns auf der sekundären Hälfte sogar noch weiter vorn, als auf der primären. Ferner lassen sich für die Verschmelzung des rechts- und linksseitigen Ganglions andere Gründe als ein ursprünglicher medianer Defekt nicht anführen. Bei einer bloß verkleinerten sekundären Hälfte wäre nicht einzusehen, wie die seitlich liegenden Ganglien und Aortenwurzeln unmittelbar an die Medianlinie kommen sollten. Endlich könnte man noch das Verhalten der sekundären Medulla mit der ebenfalls in der Mittellinie liegenden Fasersubstanz anführen.

Viel weniger wahrscheinlich ist mir die andere Möglichkeit, daß

die Chorda in ihrer ersten Anlage vorhanden war, dann aber wieder verschwunden ist, ohne Spuren zu hinterlassen.

Wenn ich oben das sporadische Auftreten sekundärer Rückenorgane erwähnte, so dachte ich in erster Linie an die Muskulatur. Im Gegensatz zur sekundären Medulla, die bis an ihr äußerstes Ende ununterbrochen verläuft, haben wir in keinem Falle eine durchgehende Muskulatur. Vielmehr wechseln stets Strecken mit Muskulatur ab mit anderen, denen sie fast oder vollkommen fehlt. In ihrer Differenzierung ist die Muskulatur im allgemeinen, was die jüngeren Stadien betrifft, um so weiter vorgeschritten, je größer die Anlage ist. Erstaunlicherweise finden wir aber andererseits bei älteren Tieren ganz winzige Bestandteile einer Muskulatur, die trotz der Kleinheit der Anlage sich genau so weit fortentwickelt hat wie die primäre Muskulatur (Fig. 30 und 46). Eine sehr auffallende Erscheinung ist das häufige unpaare Auftreten der sekundären Muskulatur, wie wir es allenthalben bei der Durchmusterung unserer Figuren beobachten können, am sinnfälligsten auf Fig. 40. — Bei Annäherung der typischerweise ja opponierten Achsen beider Individualteile kommen gelegentlich Verwachsungen zwischen primärer und sekundärer Muskulatur zustande. Eigentümlich ist, daß das opponierte sekundäre Schwänzchen zuweilen mit Muskulatur geradezu vollgepfropft ist (Fig. 21 und 44), während normalerweise dem Schwanz doch nur ein geringes Quantum Muskelanlage zukommt.

Ebenso wie der primäre Rücken hat im typischen Fall der sekundäre sein dorsales Mesenterium. Je eine Leibeshöhlenhälfte des einen Individualteiles vereinigt sich mit der gegenüberliegenden des anderen in der ventralen Medianlinie; von den frühzeitig schon schwindenden ventralen Mesenterien, die an diesen Stellen gewesen sein müssen, ist auch bei den jüngsten Tieren nichts mehr zu sehen. In ganzer Ausdehnung ist das sekundäre dorsale Mesenterium nur bei zwei Tieren (*Trit. taen.* '00, 10 und '00, 56) vorhanden, da aber auch in einer dem primären in nichts nachstehenden Ausbildung. Sonst kann es auf weiten Strecken fehlen, um dann wieder neu aufzutreten, oder es schwindet nach wenigen Schnitten gleich gänzlich, gerade wie die Muskulatur. Doch fallen diese Strecken mit den gleichen der Muskulatur nicht zusammen. — Hervorzuheben ist, daß gelegentlich ein sekundäres Mesenterium gleichzeitig mit einem sekundären Vornierengang wieder auftritt.

Sind die Därme auf einer so weiten Strecke getrennt geblieben, daß sie im Bereich der Leibeshöhlen sich noch nicht vereinigt haben,

dann biegen primäres und sekundäres Mesenterium, aneinander herangetreten, mit je einer Hälfte nach der linken und je einer nach der rechten Ventralseite um (Fig. 46). So entstehen im Schnittpunkt beider Symmetrieebenen rechtwinkelig zu den beiden ursprünglichen (primären und sekundären) Mesenterien zwei neue (Januskreuz), an denen nun erst die opponierten, getrennten Därme befestigt sind. Bei ihrer Verschmelzung verstreichen diese natürlich, und primäres und sekundäres Mesenterium tragen allein den Darm. Wo ein sekundäres Mesenterium nicht vorhanden ist, haben wir eine einzige Leibeshöhle, die sich nur durch die Art ihrer Entstehung von einer normalen unterscheidet. Bei den meisten Tieren ist infolge ihrer Jugend eine eigentliche Leibeshöhle nur in der Vornierengegend ausgebildet, und sonst liegen die beiden Blätter gewöhnlich dicht aneinander.

Sekundäre Vornieren und Vornierengänge sind in allen Fällen, wo die Janusbildung sich nicht auf das vorderste Ende beschränkt, angelegt. Die Vornierengänge erstrecken sich, wenn auch zum Teil mit Unterbrechungen, doch meist über den ganzen Rücken. In einem Fall (*Trit. taen.* '00, 10) haben wir ein auf beiden Rücken fast vollkommen gleich ausgebildetes Vornierensystem, dessen vier Gänge ganz unserem Schema (Textfig. 3) entsprechend münden. Bei allen übrigen sind Vornieren wie Gänge in irgendeiner Weise abnorm, sei es, daß die gewöhnliche Zahl von Trichtern nicht erreicht ist, daß rechts- und linksseitige Vornieren oder Vornierenganganlagen miteinander verschmolzen sind, bei gleichzeitigem Ausfall des sekundären Mesenteriums, daß die Vorniere selbst vollständig fehlt und nur Vornierengang ausgebildet ist, daß endlich die Vornierengänge auf weite Strecken unterbrochen sind. In zwei Fällen (Fig. 24 und 31 und S. 144 und S. 149) hat überdies eine Vereinigung von innenständigen Gängen, d. h. eines primären mit einem sekundären, stattgefunden. Der verschmolzene Gang endigt dann blind unter der Haut. Die beiden Tiere haben ein seitliches Schwänzchen und einen einheitlichen Enddarm und After.

Aus den ganzen Verhältnissen der Vornierengänge scheint mir hervorzugehen, daß die Entstehung des Vornierenganges der Amphibien nicht nur in einem kleinen proximalen Abschnitt (Mollier, '90), sondern im Gegensatz zu der von Gasser ('82) vertretenen Ansicht in ganzer Ausdehnung an Ort und Stelle aus dem Mesoderm erfolgt. Ohne sich damit irgendwie zu entscheiden, hat schon Mollier ('90) eine gegen die Gassersche Annahme, daß näm-

lich der Gang durch einfache Vermehrung seines eigenen Zellmaterials nach hinten auswachse, sprechende Beobachtung gemacht. Er hat bei dem in Entwickelung befindlichen Gang häufig Strecken getroffen, wo er keine Spur seiner Anlage fand, bis sie nach wenigen Schnitten aber doch wieder auftauchte. Im Verfolg des Verlaufes der primären — als normal zu betrachtenden — Gänge habe ich bei entsprechend jungen Tieren dies bestätigt gefunden. Zu dieser Tatsache gesellen sich zunächst die Befunde der Fig. 23—34, 46—49 und 51—54. Die hier in Betracht gezogenen Gänge haben trotz der anscheinend so verwickelten Verhältnisse alle einen im Sinne des sekundären Rückens ganz normalen Verlauf. Ein Entstehen der Gänge durch freies Auswachsen wäre denkbar, wenn ihnen dabei durch das Vorhandensein der Anlagen für die benachbarten Organe der Weg gewissermaßen vorgezeichnet wäre. In solchem Sinne könnte man zur Not vielleicht die eine oder die andere der Figuren anführen, wo gerade Teile einer sporadischen sekundären Muskulatur oder — in anderen Fällen — eines derartigen Mesenteriums getroffen sind. Man würde dabei aber vergessen, daß die weitaus größten und gerade die wichtigsten Strecken, wie etwa die zwischen Fig. 23 und 24 und die zwischen Fig. 51 und 53 ohne jedes andere sekundäre Rückenorgan sind. Daß den unbedeutend kleinen Strecken ihres Vorkommens jedoch in diesem Zusammenhang tatsächlich keine Bedeutung beizulegen ist, zeigen ohne Zweifel die Fig. 31—34, wo, abgesehen von einigen wenigen Zellen Muskulatur an einer Stelle, auf dem sekundären Rücken nichts vorhanden ist, was den Gängen irgendwie die Richtung hätte weisen können. Und nichtsdestoweniger ist ihr Verlauf völlig regelrecht. Schon durch ein solches Verhalten, trotz Ausschaltung der Nachbarorgane, erscheint mir die obige Annahme hinfällig. Die Anlagen der Vornierengänge müssen vielmehr von vornherein in ganzer Ausdehnung über dem sekundären Rücken vorhanden gewesen sein. Nur so läßt sich die jeweilige genaue Eingliederung in denselben verstehen. Die Gänge der Fig. 52—53 müssen noch aus einem anderen Grunde in loco entstanden sein. Bei einer Entwickelung durch Auswachsen wäre wohl ein sekundäres Verschmelzen beider (Fig. 51), also der eine Gang der Fig. 52 denkbar, nicht aber das exakte Wiederauftreten zweier Gänge auf einem Schnitt mit dem sekundären Mesenterium (Fig. 53). Endlich möchte ich auf das erste Tier hinweisen, wo der eine Gang eine ziemlich weite Strecke unterbrochen ist, ohne daß auf ihr auch nur die Spur einer Anlage zu finden wäre, zuletzt noch auf die Fig. 60 und 62, wo für beide

Stücke, wie S. 165 schon erörtert, eine andere Entstehung als die an Ort und Stelle ausgeschlossen werden muß.

Die Verhältnisse der Herzen wurden oben (S. 175) geschildert. Hier bleibt nur nachzutragen, daß es auffallenderweise bei keinem der Tiere möglich gewesen ist, eine sekundäre Aorta durchzuverfolgen, obwohl die Aortenwurzeln und ihre Vereinigung meist noch sehr deutlich waren. Dieser Defekt dürfte wohl auf die gleiche Ursache wie der der Chorda zurückzuführen sein.

Nun noch einige Worte über das sekundäre Schwänzchen. Die beiden verschiedenen Arten und ihre Entstehung wurden vorn, S. 138 ff., ausführlich beschrieben. Es bleibt nur noch die Tatsache hervorzuheben, daß das Schwänzchen sich nur dann vollkommen ausbildet, seine elegante straffe Form gewinnt, wenn es selbst Achsenorgane besitzt (Textfig. 6 und Fig. 13 und 14), oder wenn es an dem wohlentwickelten primären Rücken Anschluß gefunden hat (Textfig. 12). Bei dem ersten der beiden Embryonen kommt zu den eigenen Achsenorganen noch der seitliche Anschluß an den Hauptschwanz hinzu; doch können wir dies letztere Moment als ursächlich bei der Gestaltung hier deshalb ausschalten, weil die Achsenorgane beider Schwänzchen ziemlich gleich gut ausgebildet sind und somit hier den primären kein besonderer Einfluß zugestanden werden kann. Alle übrigen sekundären Schwänzchen, die mit Muskulatur angefüllten wie die rein bindegewebigen, kommen über ein mehr oder minder formloses Gebilde in ihrer Entwickelung nicht hinaus.

Gerade durch diesen Defekt des einen (sekundären) Rückens gewinnen die Tiere ein besonderes Interesse, das über das an der Morphologie des Janus hinausgeht. Das Verhalten teilweise oder völlig isolierter Organe, die also aus der normalen Umgebung mit ihrer etwa möglichen Einwirkung auf ihre Entwickelung gleichsam herausgeschält sind, drängt uns die Frage nach der abhängigen oder unabhängigen Entstehung der Organanlagen auf. Die größere Zahl unserer Fälle weist auf eine Unabhängigkeit derselben voneinander hin. Für das Hirn und die Medulla, die am frühesten von allen Organen angelegt werden, versteht sich diese fast von selbst, und so setzt in der Tat auch die kleinste sekundäre Medullaranlage ihre Entwickelung zu einer, wenn auch gelegentlich nur fadendünnen Medulla durch, unabhängig davon, ob die benachbarten Organe angelegt sind oder nicht. Ich will nur auf den Schnitt der Fig. 40 hinweisen,

wo neben der Medulla nichts weiter vom sekundären Rücken vorhanden ist als ein Vornierengang. Der dorsale Flossensaum, der später entsteht, spielt hier keine Rolle. Stets hat die sekundäre Medulla eine der normalen im wesentlichen gleiche Gestalt, stets ihre Bindegewebshülle, stets Fasersubstanz, vorausgesetzt, daß das Tier das entsprechende Alter schon erreicht hat. Bezüglich dieser letzteren will ich nur an Fig. 57 erinnern. Besondere Beachtung verdient die Tatsache, daß ein Centralkanal fehlt, sowie die Medulla unter eine gewisse Größe heruntergeht. Offenbar genügt dann das geringe zur Verfügung stehende Material technisch nicht mehr zur Bildung eines Rohres.

Ein besonders schönes Beispiel unabhängiger Entwickelung bieten uns die erwähnten sekundären Pigmentstreifen. Wir konnten sie in dem einen Fall (Fig. 30—34) an den Schnitten noch verfolgen und haben einen normalen Verlauf feststellen können. Auch histologisch unterscheiden sich die einzelnen Pigmentzellen nicht von den primären. Das alles, obgleich die Medulla selbst fehlt.

Durchmustern wir die bezüglichen Figuren von Tafel X rückwärts zu Tafel VI, so haben wir auffallenderweise überall gerade da die kleineren Hörblasen auf der sekundären Seite, wo wir die bestentwickelten Medullen haben (Fig. 67, 68, 15, 1 und 2) und umgekehrt Hörblasen, die zum Teil fast den primären gleichkommen bei einer minimalen und minimalsten Medulla (Fig. 63, 64 und 57). Diese Beispiele ließen sich aus dem nicht zur Darstellung gelangten Teil unseres Materiales unschwer noch vermehren. Wenn auch die verschmolzene Hörblase der Fig. 57 nur etwa so groß ist wie eine der primären, so kann bei solch winziger Medulla von einem sich entsprechenden Verhältnis beider Organe doch nicht die Rede sein. Wir sehen daraus, daß die Entwickelung der Hörblasen vom Gehirn in der Gegend des Medullarstummels in keiner Weise abhängig ist, und haben in diesen Erscheinungen eine schöne Bestätigung der schon anderweitig gewonnenen Einsicht von der unabhängigen Entstehung dieses Organes.

Wir sind gewohnt, daß die Augenbecher zu dem Hirn als ihrem Mutterboden in einem bestimmten Größenverhältnis stehen, daß ein Hirn von dem halben Volumen eines normalen etwa auch nur halb so große Augen anlegt. Es ist interessant, daß diese für gewöhnlich zum Ausdruck kommende Erscheinung derart durchbrochen werden kann, daß man den Eindruck gewinnen könnte, als sei da das Auge vom Gehirn ganz unabhängig gewesen. So haben wir in Fig. 1 und 2

ein defektes Hirn und finden nichtsdestoweniger, daß die Komponenten des zugehörigen Doppelauges größer sind als die Augen des normal gebauten Kopfes. Noch wesentlich markanter tritt die gleiche Erscheinung bei unserem zweiten Tier zutage, wo das Hirn des einen Kopfes nur einen kleinen, fast ungegliederten Medullarstummel besitzt. Trotzdem hat er zwei Augen, von denen das eine sogar noch etwas größer ist als die des anderen, normal gebauten Kopfes und ihnen auch histologisch nicht nachsteht. Das zweite Auge hat einen etwas kleineren Augenbecher, und zwar mit einer nur ganz winzigen Linse.

Die Muskulatur ist infolge ihres meist sporadischen Auftretens für unsere jetzige Fragestellung besonders interessant. Was die jüngeren Stadien anbetrifft, so sind die Fragmente ihrer sekundären Muskulatur im allgemeinen um so weiter in ihrer Differenzierung vorgeschritten, je größer sie sind, und am meisten wieder in ihren mittleren Teilen. Damit soll aber nicht etwa die Notwendigkeit einer gewissen Größe der Anlage für die histologische Differenzierung der Muskulatur gefolgert werden; vielmehr kann ihr höchstens ein die Entwickelung förderndes Moment zugeschrieben werden. Das geht daraus hervor, daß wir bei älteren Tieren Teile einer sekundären Muskulatur finden, die nur aus wenigen Zellen bestehen, und die dennoch histologisch in nichts von der umfangreichen primären sich unterscheiden (Fig. 30 und 46). Ein stärkeres Selbstdifferenzierungsvermögen als hier, wo also fast isolierte Zellen noch so vollkommen ihre Entwickelung durchsetzen, kann man sich kaum vorstellen.

Über den Darm im eigentlichen Sinn läßt sich in diesem Zusammenhange nichts sagen. Nur die Verhältnisse des Kiemendarmes sind interessant, insofern die Kiemenfalten samt den zugehörigen Kiemenbogen bei nur kümmerlichen, ja sogar bei völlig fehlenden äußeren Kiemen verhältnismäßig sehr gut entwickelt sein können (s. S. 162 ff. und S. 166 und Textfig. 19*a*—19*d* und Fig. 57 und 58).

Neben Strecken, auf denen die sekundären Vornierengänge von einem der Nachbarorgane, etwa von einer Medulla, von Muskulatur oder von einem Mesenterium in ihrem Verlauf noch begleitet werden, haben wir andere, auf denen jedes sonstige sekundäre Rückenorgan vollständig fehlt, so daß also fremde Kräfte, die in irgendeiner Weise auf ihre Anlage hätten wirken können, nie vorhanden waren. In wie hohem Maße unabhängig sich diese differenziert, geht am besten daraus hervor, daß ganz minimale Fragmente ohne die normale Umgebung nicht nur fähig waren, kleine und kleinste Bruchstückchen eines

Ganges zu bilden (Fig. 60, 62 und 32), sondern sie auch zur vollen Entwickelungshöhe mit den normalen brachten. Vergleichsweise will ich daran erinnern, daß z. B. der Medulla unterhalb einer bestimmten Größe nicht mehr die Bildung eines Centralkanales gelang. Bei dem feinen Gang der Fig. 32 könnte zur Not etwa noch an einen differenzierenden Einfluß von seiten des voluminöseren vorderen und hinteren Gangabschnittes gedacht werden. Aber bei den Gängen der Fig. 60 und 61, die, weit voneinander isoliert, nur auf einige wenige Schnitte sich erstrecken, fällt auch dies Moment weg. An den erwähnten Einfluß denkt man unwillkürlich, wenn man an einem Organ beobachtet, daß es fortschreitend in der oder jener Richtung sich anlegt. Eine solche Wirkung des schon differenzierten auf das noch indifferente Material mag bestehen, auch hier; jedoch zeigen die angeführten Beobachtungen, daß sie zum mindesten entbehrt werden können.

Die Fälle, wo das sekundäre dorsale Mesenterium im Schwinden begriffen oder schon geschwunden ist, weisen vielleicht auf eine Vergewaltigung des schwächeren Teiles durch den stärkeren primären hin. Bekanntlich besteht in der normalen Entwickelung neben dem dorsalen Mesenterium auf ganz frühem Stadium auch ein ventrales, das nach ganz kurzem Bestand wieder untergeht, durch welche Kräfte, ist meines Wissens nicht bekannt. Wenn aber, was ich für wahrscheinlicher halte, dabei solche wirksam sind, die außerhalb dieses Mesenteriums selbst liegen, so ist es sehr wohl möglich, daß die gleichen aktiv waren beim Zustandekommen des Defektes an diesem dorsalen Mesenterium. In gleicher Weise, wie z. B. von zwei verschieden großen Köpfen der größere nach und nach in die Hauptachse einrückt und dadurch in der Doppelbildung dominiert, könnte auch sonst der starke primäre Individualteil sich gegenüber dem schwachen sekundären mehr und mehr durchzusetzen suchen. Er würde dann auch auf das sekundäre dorsale Mesenterium so einzuwirken suchen, als ob es sein eigenes ventrales wäre. Soweit es sich nicht um einen erwiesenermaßen von Anfang an bestandenen Defekt des sekundären (dorsalen) Mesenteriums handelt, wird man, wie ich glaube, neben der Möglichkeit seiner rein mechanischen Zerstörung (einfache Zerreißung mit nachfolgender Resorption) auch diese Möglichkeit im Auge behalten müssen. Natürlich können beide gleichzeitig vorkommen und einander unterstützen.

Einen besonders markanten Fall unzweideutiger Abhängigkeit haben wir im Verhalten des sekundären Schwänzchens bzw. seines dorsalen Flossensaumes. Seine normale Entwickelung ist nur gewähr-

leistet für den Fall, daß das Schwänzchen eigene Achsenorgane besitzt oder denen des primären Rückens angeschlossen ist (s. S. 130 oben und S. 150, Textfig. 6 und 12).

Worin ist nun seinerseits der typische Defekt des sekundären Rückens begründet? Diese Frage hängt aufs engste zusammen mit der nach der Entstehungsweise unserer Tiere.

Das nächste, was wir da wissen müssen, ist die Determinationsperiode. Sie erstreckt sich über einen langen Zeitraum: vom Zweizellenstadium bis zum Beginn der Gastrulation können durch mediane Schnürung neben gewöhnlicher Duplicitas anterior auch die verschiedenen Grade von Janus erzielt werden. So wie aber die Medullarplatte einmal angedeutet ist, ist weder das eine noch das andere möglich. Die mitgeteilten Fälle stammen von Keimen, die in den verschiedensten Stadien vom Einschneiden der ersten Furche bis zur späteren Blastula geschnürt wurden. Die vordere Janusbildung, die nach Schnürung bei Beginn der Gastrulation entstand, wurde zur Veröffentlichung nicht verwendet, da sie keine Besonderheiten vor den anderen zeigte und diese aus sonstigen Gründen für unsere Zwecke geeigneter waren.

Die Entwickelung unter der Ligatur, soweit sie äußerlich erkennbar ist, gibt wenig Anhaltspunkte für die Erklärung der Janusbildungen. Mit dem Auftreten des Urmundes läßt sich die Lage der Medianebene feststellen und damit auch, ob eine Verdoppelung des Vorderendes eintreten wird oder nicht. Ob aber die entstehende Doppelbildung eine gewöhnliche Duplicitas anterior sein wird oder ein Janus, das läßt sich erst sagen, wenn die entscheidenden Vorgänge bereits abgelaufen sind, mit dem Sichtbarwerden der Medullarplatte. Diese zeigt dann das Januskreuz (Textfig. 13*a* und 11*a*—11*c*), zugleich meistens eine schwächere Ausbildung im Bereich des späteren sekundären Rückens und beim totalen Janus ihre Fortsetzung bis zum Urmund (Textfig. 5*d*, 11*d* und 13*c*), ihr vorheriges Aufhören beim Janus anterior (Textfig. 18 und 20). Manchmal ist das Ende der sekundären Medullaranlage nicht genau festzustellen, so daß man nicht immer mit Sicherheit sagen kann, ob sie den Urmund erreicht oder nicht.

Janusbildungen entstanden auch bei den Umdrehungsversuchen, welche O. Schultze ('95) und nach ihm G. Wetzel ('95) an den Zweizellenstadien von Froscheiern ausführten. Eier von *Rana fusca* wurden nach der Befruchtung zwischen horizontalen Glasplatten

gepreßt und im Zweizellenstadium umgedreht, so daß das weiße Feld nun nach oben, der animale Pol nach unten zu liegen kam. Die Eier entwickelten sich in dieser Lage weiter, und SCHULTZE erhielt Doppelbildungen verschiedener Art, auch den auf Tafel XII, Fig. 12 bis 14 abgebildeten Janus. WETZEL hat das Experiment SCHULTZES mit demselben Ergebnis wiederholt und für die Janusbildung, die auch er erzielte, folgende Erklärung gegeben. Er wies darauf hin, daß dieselbe Umordnung der verschieden schweren Substanzen, die BORN ('84) am ungeteilten Ei nach der Umdrehung beobachtet hatte, auch in jeder der beiden ersten Blastomeren stattfinden müsse; dasselbe hatte auch schon ROUX ('94) gefordert. Diese Umordnung geht weiter, bis die natürliche Schichtung nach dem spezifischen Gewicht wieder erreicht ist, oder aber sie kommt zum Stillstand, wenn die fortschreitende Furchung weiteren Materialverschiebungen ein Ende setzt. Beim Absinken des schweren Dotters längs der ersten Furchungsebene können so die Substanzen in einer Anordnung fixiert werden, daß die auseinandergedrängten animalen Hälften der beiden Blastomeren ganz nach außen, der zwischen sie sich einschiebende Dotter in Form einer Scheibe nach innen gelagert ist. Es herrscht dann in jeder einzelnen Blastomere dieselbe Anordnung der Substanzen wie im normalen ungefurchten Ei. Die beiden neu konstituierten Eiachsen stehen senkrecht zur ersten Furchungsebene. WETZEL hat diese sehr einleuchtende Annahme durch ein Schema illustriert und noch weiterhin durch einen Schnitt im Blastulastadium erhärtet (WETZEL, '95, Taf. XXXIV, Fig. 20). Man sieht da zwei Furchungshöhlen, einerseits begrenzt von großen, dotterreichen Zellen, die den gemeinsamen Boden der beiden Blastulae bilden, während andererseits das Dach aus kleineren, dunkler pigmentierten Zellen besteht. Der Rand jener Dotterzellenscheibe, welche die beiden Blastulahöhlen trennt, erscheint häufig als weißes Band um das Ei; auf dieses hatte schon SCHULTZE aufmerksam gemacht. Nach Ablauf der Furchung tritt an jeder Hälfte der Doppelblastula die Urmundeinstülpung auf. Der eigentümliche Gastrulationsverlauf, der sich nun vollzieht, und der durch den Zusammenhang beider Blastomeren bedingt wird, findet in der circulären Furche seinen äußerlich sichtbaren Ausdruck. Sie tritt an Stelle des weißen Bandes in der ersten Furchungsebene auf und umgreift nach und nach den ganzen Keim. Die beiden Ränder des circulären Spaltes bestehen aus den breit ausgezogenen Urmundlippen beider Gastrulae, und der Spalt selbst bildet den Eingang zu zwei getrennten, in der Tiefe ge-

legenen Urdarmhöhlen (vgl. Wetzel, Taf. XXXIV, Fig. 11—19). Diese so gewonnene Auffassung überträgt Wetzel auch auf den Schultze-schen Fall. Ein Vergleich der Figuren zeigt, daß die beiden Tiere sich nicht vollkommen entsprechen. Während Schultzes Embryo ein ganz typischer Janus ist, bezeichnen wir den Wetzels am besten als einen Janus mit Asyntaxie. Da infolge einer Störung der Gastrulation keine einheitlichen Rückenplatten zustande kamen, konnten auch die Medullarwülste sich nicht in normaler Weise zum Medullarrohr vereinigen. Doch ist der Unterschied zwischen beiden Tieren kein prinzipieller, nicht größer als der zwischen einem normalen Embryo und einem solchen mit Asyntaxie. Je nachdem man die beiden Individualteile wechselseitig zur Verwachsung bringen würde oder, etwa nach Durchtrennung des verbindenden Dotterpfropfes, die Medullarwülste jedes Teiles für sich verheilen ließe, würde entweder ein Janus wie der Schultzes entstehen oder zwei mit dem Rücken einander zugekehrte normal gestaltete Tiere. (Vgl. dazu S. 118 ff. die Darstellung der Morphologie des Janus.)

Zwischen dem Schultze-Wetzelschen und dem Spemannschen Experiment bestehen gewisse Verschiedenheiten und gewisse Übereinstimmungen im Ergebnis, die bestimmten Verschiedenheiten und Übereinstimmungen des Eingriffes entsprechen dürften. Eine gewisse Unabhängigkeit der beiden Blastomeren wird durch die Schnürung so gut erreicht, wie durch die Umdrehung und darauf folgende Umordnung der Substanzen. Und so ist es ohne weiteres verständlich, daß auf beide Arten gewöhnliche vordere Verdoppelungen erzielt werden können. Während es aber unschwer einleuchtet, daß diese Umordnung bei Schultze-Wetzel unter Umständen zu Janusbildungen führen kann — die abgefurchte Doppelblastula zeigt ja eigentlich schon das Januskreuz —, so ist es nicht so leicht einzusehen, wieso bloße Schnürung dasselbe bewirken soll. Hat das schon im Zweizellenstadium seine Schwierigkeiten, so erhöhen sich diese noch, wenn es sich um die Blastula oder gar die beginnende Gastrula handelt. Damit stimmt nun auch die Entwickelungsweise der Keime nach den beiderlei Eingriffen überein. Wenigstens ist es weder Herrn Professor Spemann noch mir trotz besonders darauf gerichteter Aufmerksamkeit gelungen, irgend etwas wie eine Spaltung der oberen Urmundlippe oder gar eine circuläre Furche wahrzunehmen. Doch wird eine sichere Entscheidung über die Vorgänge in der oberen Urmundlippe nicht getroffen werden können, ehe Schnittserien durch die median geschnürten Gastrulastadien vorliegen.

Diesem Unterschied im Experiment und seinen direkten Folgen während der abnormen Entwickelung entspricht nun auch die Verschiedenheit des Endergebnisses, indem bei den Schultze-Wetzelschen Janusbildungen annähernd gleich vollkommene Ausbildung der beiden Rücken die Regel ist, bei den durch Schnürung entstandenen dagegen die verschwindend seltene Ausnahme darstellt.

Wenn ich nun also auch darauf verzichten muß, die letzten Ursachen für die Entstehung des typischen Defektes des einen (sekundären) Rückens aufzudecken, so werden dadurch doch die Schlüsse nicht berührt, welche ich oben aus ihm für die Abhängigkeit oder Unabhängigkeit der einzelnen Organe voneinander gezogen habe.

Die Frage nach den Größenverhältnissen der Janusbildungen ist auf Grund des vorliegenden Materiales abschließend nicht zu beantworten; man würde dazu normale Tiere nötig haben, die aus gleich großen Kontrolleiern gezüchtet wurden. Ich wollte die Frage, auf die gelegentlich eine oder die andere Beobachtung im Laufe der Untersuchungen hinwies, nur aufwerfen; so sei auf den Embryo der Textfig. 12 hingewiesen, wo das Verhältnis zwischen Kopf und Rumpf keinesfalls normalen Proportionen entspricht.

Noch in einer mehr formalen Hinsicht sind die geschilderten Janusbildungen von einem gewissen Interesse. Roux ('85, S. 333) hat die allgemeinen Symmetrieverhältnisse der Doppelbildungen in dem nach ihm benannten »Gesetz von der doppelten Symmetrie der Organanlagen« formuliert. Dies besagt, daß bei Mißbildungen mit Verdoppelung von Achsenorganen »jede dieser Doppelbildungen in allen ihren Teilen symmetrisch zu einer Ebene, zur Hauptsymmetrieebene angelegt ist, und daß ein Gleiches wiederum bei jeder der Antimeren der Fall ist, soweit in ihr Verdoppelung sich findet«. Roux würde jetzt nach seiner Definition ('97, S. 294) nicht mehr von einem »Gesetz«, sondern von einer »Regel« sprechen. Von ihr weichen die beschriebenen Janusbildungen naturgemäß um so mehr ab, je defekter der sekundäre Rücken ist.

Literaturverzeichnis.

Born, G. '84. Biologische Untersuchungen. I. Über den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1884.

Choronshitzky, B. '98. Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. Anatom. Hefte. I. Abtlg. Bd. 13. 1898.

Gasser, E. '82. Zur Entwickelung von Alytes obstetricans. Sitz.-Ber. d. naturw. Ges. Marburg. 1882.

Hertwig, O. '06. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Jena 1906.

Kaestner, S. '02. Doppelbildung an Vogelkeimscheiben. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtlg. 1902.

Loeb, J. '93. Über die Entwickelung von Fischembryonen ohne Kreislauf. Pflügers Arch. Bd. 54. 1893.

Marchand, F. '97. Die Mißbildungen. Eulenburgs Realencyclopädie d. ges. Heilkunde. 3. Aufl. 1897.

Mollier, S. '90. Über die Entstehung des Vornierensystemes bei Amphibien. Arch. f. Anat u. Physiol. Anat. Abtlg. 1890. I. u. II. Heft.

Roux, W. '85. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. III. Über die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1885, u. Ges. Abh. Bd. II. (1895.) S. 277—343.

—— '94. Diskussion zu O. Schultze, '94. S. 148.

—— '97. Für unser Programm und seine Verwirklichung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897.

Schmitt, Fr. '01. Systematische Darstellung der Doppelembryonen der Salmoniden. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 13. 1901.

Schultze, O. '94. Über die unbedingte Abhängigkeit normaler tierischer Gestaltung von der Schwerkraft. Verh. d. Anat. Ges. VIII. Vers. Straßburg 1894. S. 117—132.

—— '95. Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1895.

Schwalbe, E. '06 u. '07. Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. I. u. II. Teil. Jena 1906 u. 1907.

Spemann, H. '01. Entwickelungsphysiologische Studien am Triton-Ei. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 12. 1901.

—— '02. Entwickelungsphysiologische Studien am Triton-Ei. II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 15. 1902.

—— '03. Entwickelungsphysiologische Studien am Triton-Ei. III. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 16. 1903.

—— '04. Über experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defekt. Zool. Jahrbücher. Suppl. VII. Festschr. f. Weismann. 1904.

Stöhr, Ph. '80. Zur Entwickelungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 33. 1880.

Tonkoff, W. '04. Über die Entwickelung von Doppelbildungen aus dem normalen Ei. Travaux de la Société Imp. des Naturalistes de St. Pétersbourg. T. XXXV. Fasc. 2. 1904.

Vrolik. '49. Tabulae ad illustrandam embryogenesin hominis et mammalium tam naturalem quam abnormem. Amsterdam 1849.

Wetzel, G. '95. Über die Bedeutung der circulären Furche in der Entwickelung der Schultzeschen Doppelbildungen von Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.

—— '96. Beitrag zum Studium der künstlichen Doppelmißbildungen von Rana fusca. Dissertation. Berlin 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung.

an.	After,	*mes.hep.*	Lebermesenterium,
Blk.	Blutkörperchen,	*M.H.*	Mittelhirn,
c.	Herz,	*N.opt.*	Nervus opticus,
cav.per.	Herzbeutel,	*olf.*	Riechgrube,
ch.	Chorda,	*Pancr.*	Pancreas,
D.C.	Ductus Cuvieri,	*Pgt.*	Pigmentstreif,
dors.	dorsal,	*pl.chor.*	Plexus chorioideus,
Ed.	Enddarm,	*pp.*	Paraphyse,
Gbl.	Gallenblase,	*prim.*	primär,
Ggl.	Ganglion,	*pron.can.*	Vornierenkanälchen,
glom.	Glomerulus,	*pron.duct.*	Vornierengang,
hep.	Leber,	*pron.Tr.*	Vornierentrichter,
H.H.	Hinterhirn,	*perit.*	Peritoneum,
i.B.	innenständiges Beinchen,	*Qu.*	Quadratum,
ifdb.	Infundibulum,	*R.*	Rücken,
K.A.	Kiemenarterie,	*r.aort.*	Aortenwurzel,
Kbg.	Kiemenbogen,	*Rm.*	Rückenmaterial,
Kf.	Kiemenfalte,	*r.V.E.*	rechtes Vorderende,
Kh.	Kiemenhöhle,	*S.*	Schwänzchen,
Kst.	Kiemenstummel,	*sek.*	sekundär,
lab.	Hörbläschen,	*tp.nigr.*	Tapetum nigrum,
Lh.	Leibeshöhle,	*trab.*	Trabekel,
l.V.E.	linkes Vorderende,	*tr.oc.*	Augenstiel,
m.	Muskulatur,	*vas.*	Gefäß,
M.	Medulla,	*ventr.*	ventral (Bauch),
mand.	Mandibulare,	*ventr.med.*	ventrale Medianlinie,
med.	Medianlinie,	*V.H.*	Vorderhirn,
Mdh.	Mundhöhle,	*V.c.a.*	Vena cava anterior,
mes.	Mesenterium,	*V.o.m.*	Vena omphalo-mesenterica.

Die Figuren wurden sämtlich mit Hilfe des großen Abbeschen Zeichenapparates entworfen. Sie sind also im Kontur genau. Die Wiedergabe der einzelnen Gewebsarten ist schematisch.

Tafel VI.

Fig. 1—13. *Triton taeniatus* '00, 10. Am besten ausgebildeter totaler Janus. Der linke Kopf weist einen schwachen cyclopischen Defekt auf. Auf dem sekundären Rücken sind alle Organe, von der Chorda abgesehen, in nahezu ganzer Ausdehnung vorhanden und stehen histologisch auf gleicher Entwickelungsstufe mit denen des primären Rückens. Der sekundäre Rücken ist in seinem hintersten Ende (Schwänzchen) dem Hauptschwanz seitlich (atypisch) angelagert. Vgl. Textfig. 6, S. 123.

Fig. 1. Hirn, Augen und Hörblasen in dorsaler Rekonstruktion. Die Augen und Hörblasen sind teilweise vom Hirn bedeckt. An diesen Stellen ist darum nur der größte Umfang der Organe durch eine punktierte Linie bezeichnet. Vergr. $\times$ 73.

Fig. 2. Dasselbe in ventraler Rekonstruktion. Primäre und sekundäre Medulla im Anschnitt, ebenso die primäre Chorda. Dem linken Hirn fehlt das Infundibulum. *tr.oc.* links entspricht *tr.oc.* + *tr.oc.* auf der rechten Seite (s. Fig. 4). Vergr. $\times$ 73.

Fig. 3. Schnitt durch das Doppelauge des linken Kopfes; vgl. Fig. 2. Das * bezeichnet die Stelle, wo durch eine feine Schicht von Pigmentzellen die Grenze zwischen den beiden Hälften der Doppelretina noch deutlich markiert ist. Vergr. $\times$ 95.

Fig. 4. Dasselbe, in einer mehr dorsal gelegenen Ebene. Die beiden Augenbecher sind hier völlig getrennt; vgl. Fig. 1. Zwischen ihnen der gemeinsame Augenstiel *tr.oc.* + *tr.oc.* Die beiden Riechgruben sind einander beträchtlich genähert und gleichzeitig in dorsaler Richtung verlagert. Vergr. $\times$ 95.

Fig. 5. Querschnitt in Höhe der beiden Herzen und des Kiemendarmes. Neben vier Kiemenfalten ist rechts noch das erste Paar der Kiemenarterien und im Anschnitt ein Kiemenbogen getroffen. Die normalerweise seitlich gelagerte Fasersubstanz liegt bei der sekundären Medulla ganz ventral. *Ggl.* entspricht seiner Anlage nach einem rechten und linken (sekundären) Ganglion. Die sekundären Aortenwurzeln (*r.aort.*) liegen dicht aneinander; vgl. die primären und S. 177. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 6. Schnitt in der Höhe der beiden Leberanlagen, gerade durch die Leberstiele. *D.C.* bezeichnet die beiden sekundären Ductus Cuvieri. *vas.* ist höchstwahrscheinlich das Rudiment einer sekundären Aorta; siehe auch Fig. 11 unterhalb der sekundären Chorda. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 7. Schnitt aus der Vornierenregion. An der mit ** bezeichneten Stelle hat sich der Darm etwas vom visceralen Blatt der Leibeshöhle abgehoben. Das * links oben bezeichnet die Anlage des rechten primären Beinchens. Seitlich vom sekundären Mesenterium ist das erste Paar Vornierentrichter getroffen. Man beachte an dem gemeinsamen Darm in der ventralen Medianebene die beiden Venae omphalo-mesentericae. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 8. Schnitt durch den zweiten linken (sekundären) Vornierentrichter. Auf der rechten Seite ist schon der Vornierengang getroffen. Die rechtsseitige sekundäre Muskulatur (Fig. 7) fehlt hier. Das * bezeichnet die Anlage eines sekundären Beinchens. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 9. Schnitt in Höhe des vordersten Bereiches der sekundären Vornierengänge. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 10. Schnitt durch den Embryo in der Höhe der auf der Textfig. 6 mit *ch.* bezeichneten Gegend. Mit dem Auftreten der sekundären Chorda (*ch.*) sind außer der Aorta sämtliche Rückenorgane vorhanden. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 11. Das gleiche; im hintersten Teil der genannten Gegend. Rechts münden die beiden linken (vom primären Rücken aus) Vornierengänge in den linken, blind endigenden Enddarm. Die sekundäre Muskulatur ist rechts zum größten Teil längs getroffen. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 11*a*. Sekundäre Chorda bei starker Vergrößerung, $\times$ 290.

Fig. 12. Schnitt unweit des Afters. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 13. Schnitt unmittelbar vor dem After. Rechts mündet der rechte sekundäre Vornierengang in den rechten Enddarm. Zu beiden Seiten der sekundären Medulla sekundäre Muskulatur (*m.*). Vergr. $\times$ 59.

Fig. 14. Schnitt durch den After; Mündung des rechten primären Vornierenganges. Vergr. $\times$ 59.

Tafel VII.

Fig. 15—21. *Triton taeniatus* '01, 11. Siehe die Oberflächenansichten des Tieres, Textfig. 10*a* und 10*b*, S. 136.

Fig. 15. Rekonstruktion des Hirnes mit den Augen und Hörblasen. Die Chorda (primäre) gabelt sich wie bei der Duplicitas anterior. Vergr. $\times$ 73.

Fig. 16. Schnitt in der Höhe zwischen Herzen und Leberanlagen. Man sieht beiderseits noch den hinteren Anschnitt des Herzens und zugleich den vorderen der Leber. Die Vornierenkanälchen sind durch Stauung des Secretes aufgetrieben. Rechte und linke sekundäre Leibeshöhle sind getrennt durch ein Mesenterium. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 17. Schnitt in Höhe der Leberanlagen. Die beiden Därme sind nicht nur mit ihren Wänden (Fig. 16), sondern auch mit ihren Lumina verschmolzen. Das sekundäre Mesenterium fehlt. Links von der sekundären Medulla ist Muskulatur aufgetreten. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 18. Schnitt durch die Bauchregion. Sekundäre Muskulatur jetzt paarig. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 19. Dasselbe, weiter nach hinten zu. Von den Organen des sekundären Rückens (Fig. 18) fehlt jede Spur. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 20. Dasselbe, noch weiter rückwärts. *Rm.* bezeichnet von neuem aufgetretenes sekundäres Rückenmaterial. Vergr. $\times$ 59.

Fig. 21. Schnitt durch den After und das sekundäre (typisch opponierte) Schwänzchen. Letzteres ist ganz angefüllt mit Muskulatur (*m.*). Vergr. $\times$ 73.

Fig. 22—29. *Triton taeniatus* '00, 11. Embryo mit weit getrennten Köpfen, einem normalen und einem stark defekten. Sekundäres Schwänzchen seitlich (atypisch); s. S. 141 ff. Vergrößerung sämtlicher Figuren $\times$ 59.

Fig. 22. Schnitt aus der Lebergegend. Auf der sekundären Hälfte ist auch schon die Vorniere getroffen. Sekundäre Muskulatur unpaar.

Fig. 23. Schnitt in Höhe des Schultergürtels. Die sekundäre Medulla ist kurz vor ihrem Ende getroffen. Die ventralen Medianebenen sind stark gegeneinander geneigt, wie schon aus der Lage der beiden Venae omphalomesentericae hervorgeht. Die beiden innenständigen (sekundären) Vornierengänge verschmelzen miteinander.

Fig. 24. Schnitt etwa 25 Schnitte (à 15 μ) hinter dem vorigen. Der verschmolzene Vornierengang (*sek.pron.duct.* + *pron.duct.*) vereinigt sich mit dem linken der primären Seite. *Rm.* bezeichnet histologisch nicht sicher bestimmbares sekundäres Rückenmaterial.

Fig. 25. Schnitt etwas weiter rückwärts. Der verschmolzene Gang der Fig. 24 hat sich in zwei Gänge gegabelt. Der untere Gang (*sek.pron.duct.*) entspricht dem rechten sekundären (s. Fig. 23), der obere dem linken sekundären und dem linken primären. Paarige sekundäre Muskulatur. Bei dem * sind einige Muskelbündel von den übrigen abgehoben.

Fig. 26. Eine kurze Strecke hinter dem vorigen gelegener Schnitt. Der obere (also der aus den beiden linken [innenständigen] Gängen bestehende) Gang endigt blind. Die sekundäre Muskulatur (*m.*) ist noch mächtiger geworden.

Fig. 27. Schnitt durch die Bauchregion. Von sekundärer Muskulatur ist keine Spur mehr da, und der rechte sekundäre Vornierengang (*sek.pron.duct.*) liegt ganz der primären Muskulatur an.

Fig. 28. Schnitt unweit des Afters. *Rm.* bezeichnet von neuem auftretendes sekundäres Rückenmaterial.

Fig. 29. Schnitt durch den After. Mündung des rechten primären Vornierenganges. Die des rechten sekundären erfolgt kurz vor diesem Schnitt.

Fig. 30—35. *Triton taeniatus* '09, 25. Siehe die Oberflächenansicht des Tieres, Textfig. 12, S. 147. Fig. 30—34 sind Schnittbilder aus ungefähr den gleichen Regionen wie die Fig. 23—29. Vergrößerung bei allen Figuren $\times$ 59.

Fig. 30. Rechts ist die Anlage eines primären Beinchens getroffen. Die Organe des sekundären Rückens sind beschränkt auf zwei Vornierengänge, minimalste Muskulatur (*m.*) und die Pigmentstreifen (*sek.Pgt.*). Das * bezeichnet Einfaltungen der Darmwand in das Darmlumen (pathologischer Natur); vgl. auf Taf. IX Fig. 57.

Fig. 31. Primärer und sekundärer Vornierengang der rechten Seite vereinigen sich. Man beachte hier und auf den folgenden Figuren das Verhalten der Pigmentstreifen (s. S. 149 ff.).

Fig. 32. Links oben, der Muskulatur anliegend, sind die verschmolzenen rechten (innenständigen) Vornierengänge (*prim.* + *sek.pron.duct.*) eine kurze Strecke vor ihrem blinden Ende getroffen. Auf der gleichen Seite, etwas unterhalb der Muskulatur, liegt der linke sekundäre Vornierengang (*sek.pron.duct.*; vgl. S. 149).

Fig. 33. Der linke sekundäre Vornierengang (*sek.pron.duct.*) liegt der primären Muskulatur an (vgl. Fig. 27).

Fig. 34. Schnitt durch den After. Mündung des linken sekundären und des linken primären Vornierenganges. Bei *sek.S.* die Ansatzstelle des seitlichen sekundären Schwänzchens.

Fig. 35. Schnitt durch den primären Schwanz und durch den sekundären in seinem mittleren Abschnitt; vgl. Textfig. 12, S. 147.

Tafel VIII.

Fig. 36—41. *Triton taeniatus* '00, 106. Embryo mit typischem, opponiertem Schwänzchen, s. S. 151. Vergrößerung der Fig. 36—40 $\times$ 59.

Fig. 36. Schnitt in Höhe beider Herzen, auf der sekundären Seite auch bereits durch den ersten Vornierentrichter gehend. An der durch das * bezeichneten Stelle befindet sich ein kleiner (zweiter) Centralkanal, entstanden durch eigenartigen, abnormen Schluß der Medullarwülste.

Fig. 37. Schnitt, 45 μ hinter dem vorangegangenen. Das linke Herz ist invers. Ein sekundäres Mesenterium ist nicht mehr vorhanden. Bei *pron.Tr.* ein zweiter sekundärer Vornierentrichter.

Fig. 38. Schnitt in Höhe des hintersten Bereiches der sekundären Vorniere (14 Schnitte hinter dem der Fig. 37) mit einem dritten Vornierentrichter (*pron.Tr.*). Rechtsseitige sekundäre Muskulatur (*m.*).

Fig. 39. Schnitt durch die Bauchregion. Kleine Medulla, dorsaler Flossensaum und ein Vornierengang bilden hier die Organe des sekundären Rückens; Muskulatur fehlt.

Fig. 40. Dasselbe, weiter hinten. Der Schnitt zeigt auf der rechten Seite wieder sekundäre Muskulatur.

Fig. 41. Rekonstruierte Oberflächenansicht im Bereich des Afters. Das primäre Schwänzchen ist direkt hinter dem After abgeschnitten gedacht. Vergr. $\times$ 73.

Fig. 42—44*a*. *Triton taeniatus* '00, 60. Siehe Textfig. 14 S. 155. Vergrößerung der Fig. 42—44 $\times$ 59.

Fig. 42. Schnitt in Höhe der Herzanlagen. Auf dem sekundären Rücken ist ein Vornierentrichter getroffen, der noch deutlich seine Abstammung aus einer doppelten Anlage erkennen läßt. Sekundäres Mesenterium fehlt.

Fig. 43. Schnitt, der rechts bereits nur durch die Leber geht, während links auch noch der hintere Teil des Herzens getroffen ist. Rechts- und linksseitige Vornierenkanälchen (*pron.can.*) sind miteinander verschmolzen.

Fig. 44. Schnitt in Höhe des Afters und des opponierten sekundären Schwänzchens. Letzteres ganz erfüllt von Muskulatur.

Fig. 44*a*. Naturgetreue (nicht schematische) Wiedergabe eines Schnittes durch das sekundäre Schwänzchen bei starker Vergrößerung. Der Muskelcharakter des von dem zweischichtigen Ectoderm umschlossenen Gewebes tritt deutlich hervor. Vergr. $\times$ 115.

Fig. 45—50. *Triton taeniatus* '00, 56. Siehe Textfig. 15 S. 157. Vergrößerung bei allen Figuren $\times$ 59.

Fig. 45. Schnitt in Höhe der Herzen. Pron. can. teilweise durch Secretstauung aufgetrieben. Betr. der Mesenterialverhältnisse (*mes.1,2* und *mes.1,2*) s. S. 158 ff.

Fig. 46. Schnitt in Höhe der Lebern. Die Mesenterien bilden ein Januskreuz. *pron.duct.* ist der aus der aufgetriebenen Vorniere führende Gang. Ein zweiter ist nicht vorhanden. Rechts und links unterhalb des Ganges beachte man die vereinzelten Muskelzellen (*m.*).

Fig. 47. Schnitt in Höhe der Duodenalwindung. Es sind nur mehr ein primäres (*mes.1,1*) und ein sekundäres (*mes.2,2*) Mesenterium vorhanden. Die beiden anderen Mesenterien (*mes.1,2* und *mes.1,2*) kamen bei der Vereinigung der beiden Därme naturgemäß in Wegfall.

Fig. 48. Schnitt aus der Bauchgegend.

Fig. 49. Schnitt unweit des Afters. Das Mesenterium 2,2 fehlt. *ventr.med.* bezeichnet die Medianlinien der beiden Bauchseiten.

Fig. 50. Schnitt durch den After und das häutige sekundäre Schwänzchen.

Tafel IX.

Fig. 51—54. *Triton taeniatus* '00, 147. Siehe Textfig. 16 S. 161. Photogramme. Vergr. $\times$ 73.

Fig. 51. Schnitt in Höhe der Leberanlagen. Das Tier erweist sich in diesem Bereich nur durch die Lage seiner (sekundären) Vornierengänge als Janus. Mesenterium oder sonstige Organe fehlen dem sekundären Rücken hier völlig.

Fig. 52. Schnitt unmittelbar vor der Verschmelzung der beiden Därme. In der dorsalen Medianlinie liegt ein sekundärer Vornierengang (entstanden durch Verschmelzung der beiden Gänge auf Fig. 51).

Fig. 53. Schnitt aus der Bauchgegend, etwa 40 Schnitte vor dem After Sekundäres Mesenterium. Zugleich mit ihm ist ein zweiter kleinerer Vornierengang aufgetreten.

Fig. 54. Schnitt unweit des Afters. Der größere linke, sekundäre Vornierengang mündet hier in den Enddarm, nachdem einige Schnitte zuvor der kleinere, rechte in ihn übergegangen war.

Fig. 55—62. *Triton taeniatus* '09, 89. Siehe Textfig. 19*a*—19*d* S. 163. Vergrößerung der Photogramme und Zeichnungen $\times$ 73.

Fig. 55. Schnitt durch Vorder- und Mittelhirn im Bereich des Kreuzungsventrikels.

Fig. 56. Schnitt in Höhe der Infundibula und der Hinterhirne. An den innenständigen Augen sind die Nervi optici besonders schön; rechts ist der Nerv in ganzer Ausdehnung getroffen.

Fig. 57. Schnitt in der Höhe zweier primärer und einer sekundären (verschmolzenen, *lab.* + *lab.*, Hörblase. Unter letzterer eine winzige sekundäre Medulla. Im Darmlumen liegen zwei Darmfalten (s. Fig. 30 Taf. VII und die zugehörige Erklärung). Man beachte auch die Kiemenfalten und -bogen.

Fig. 58. Kiemenskelett (gewonnen durch Rekonstruktion). Siehe S. 166. Vgl. Fig. 57.

Fig. 59. Schädelskelett (rekonstruiert). Siehe S. 167. Vgl. Fig. 56.

Fig. 60. Schnitt in Höhe der Herzen. Links ist auch die Leber schon angeschnitten. Der sekundäre Rücken besteht hier nur aus einem Vornierengang und einem dorsalen Flossensaum.

Fig. 61. Schnitt aus der Bauchregion mit sekundärem Mesenterium.

Fig. 62. Schnitt etwas weiter hinten. In dem Überbleibsel des geschwundenen sekundären Mesenteriums ist ein ganz isoliertes Stückchen Vornierengang getroffen.

Tafel X.

Fig. 63—66. *Triton taeniatus* '00, 22. Siehe S. 168. Vergr. $\times$ 73.

Fig. 63. Rekonstruktion des Hirnes mit den Augen und den Hörblasen. Ansicht von oben. Die sekundäre Medulla beschränkt sich auf einen kurzen Stummel, der hier wie auf dem folgenden Bild in ganzer Ausdehnung wiedergegeben ist.

Fig. 64. Dasselbe, Ansicht von unten. Chorda schwach gegabelt.

Fig. 65. Schnitt im Bereich des Kreuzungsventrikels. Links ist auch die Paraphyse (*pp.*) getroffen, die oben bei der Rekonstruktion (Fig. 63) verdeckt wird.

Fig. 66. Schnitt in Höhe der vier Augen und Riechgruben.

Fig. 67—70. *Triton taeniatus* '00, 126. Siehe S. 170. Schwächster Grad der Trennung beider Vorderenden. Vergr. $\times$ 73.

Fig. 67. Rekonstruktion des Hirnes, der Augen und Hörblasen. Ansicht von oben.

Fig. 68. Dasselbe in Ansicht von unten. Der sekundäre Medullarstummel ist in ganzer Ausdehnung rekonstruiert. Der Embryo ist noch sehr jung; daher sitzen die Augen den Zwischenhirnen noch mit den breiten Augenstielen (*tr.oc.*) auf.

Fig. 69. Schnitt in der Höhe des Kreuzungsventrikels und der vier Riechgruben.

Fig. 70. Schnitt in Höhe der vier Augen; alle vier Augenstiele sind getroffen (vgl. Fig. 68).

Lebenslauf.

Geboren am 23. Juli 1883 als Sohn des städt. Försters P. Hey in Bergzabern (Rheinpfalz) besuchte ich zunächst die Volksschule und das Progymnasium meiner Vaterstadt, dann das humanistische Gymnasium zu Weißenburg i. Els. Im Herbst 1902 bezog ich die Universität München, um mich fortan dem Studium der Zahnheilkunde, dem der Naturwissenschaften und der Philosophie zu widmen. Herbst 1903 siedelte ich nach Berlin über und verblieb an der dortigen Universität bis Ostern 1905. Im Sommersemester 1905 studierte ich in Würzburg und bestand da am 30. Oktober des gleichen Jahres das zahnärztliche Staatsexamen. Um meine naturwissenschaftlichen und philosophischen Studien noch weiter fortzusetzen, ging ich kurz darauf nach der Universität Leipzig und war dort bis zum Juni 1906. Gleichzeitig war ich als Assistent am zahnärztlichen Institut dieser Universität tätig. Vom Sommer 1906 an studierte ich an der Universität Rostock und legte da am 15. März 1910 in der philosophischen Fakultät das Doktorexamen ab.

Während dieser Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen, Kurse und Kliniken folgender Herren:

München: v. Baeyer, R. Hertwig, Muncker, v. Röntgen, Rückert, Wallkoff.

Berlin: v. Bergmann †, Busch, Dessoir, Engelmann †, Geiger, O. Hertwig, Heusler, Israel †, Kekule v. Stradonitz †, Klemperer, Lasson, Lesser, Lewin, Miller †, Pinner †, Roethe, E. Schmidt, Schwendener, Thierfelder, Warburg, v. Wilamowitz-Moellendorf.

Würzburg: Michel, Schönborn †.

Leipzig: Chun, Lamprecht, Wundt.

Rostock: Erhardt, Falkenberg, Geinitz, Seeliger †, Spemann, Will.

Allen diesen Herren, meinen hochverehrten Lehrern, möchte ich hier meinen ehrerbietigsten Dank aussprechen.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1

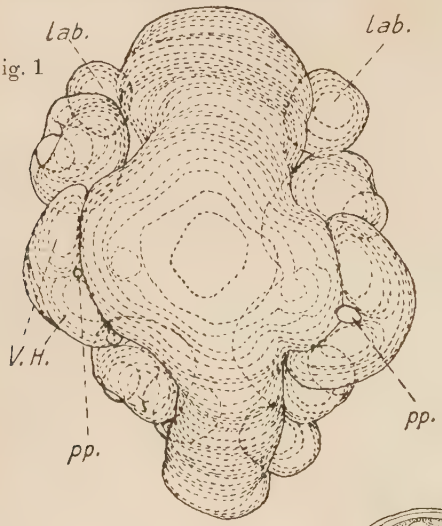


Fig. 2

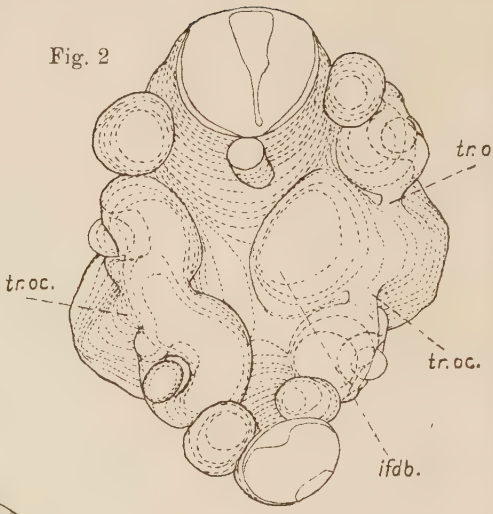
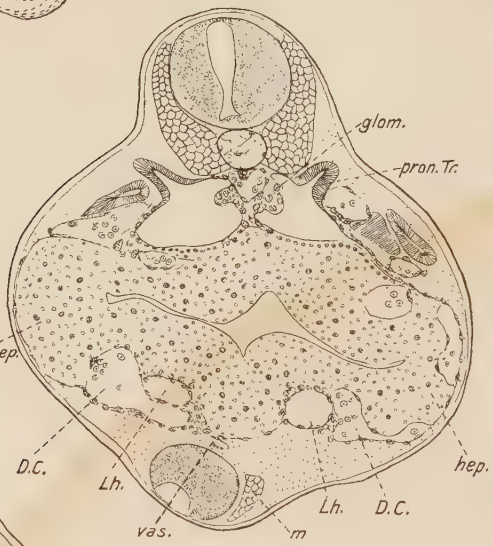


Fig. 6



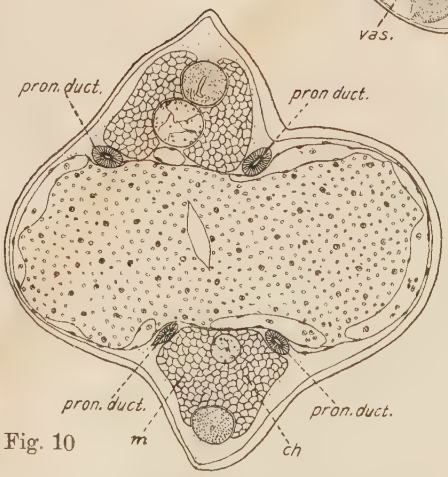


Fig. 10

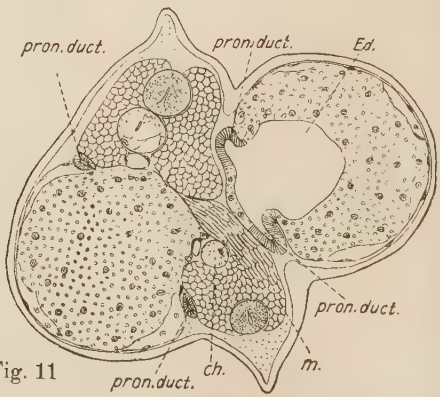


Fig. 11

ig. 3

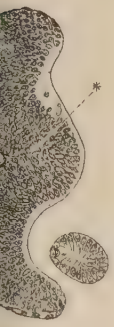
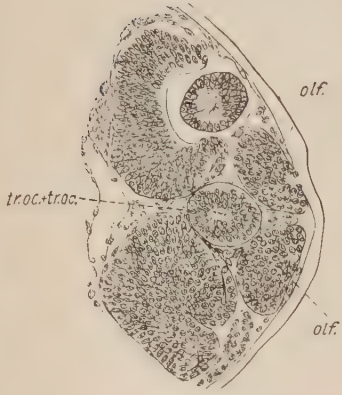


Fig. 4



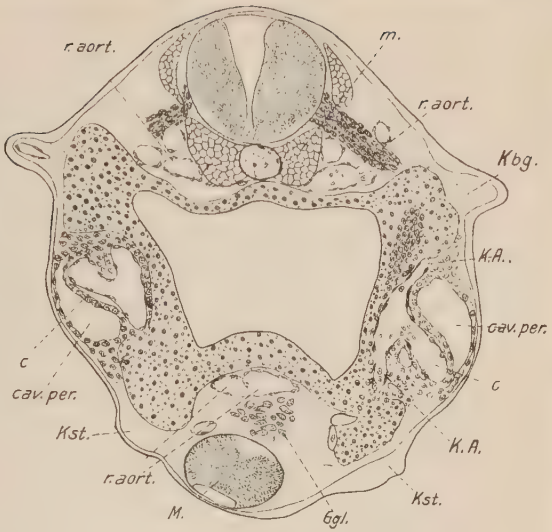
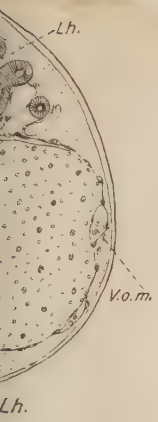
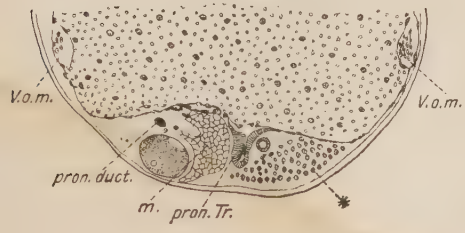


Fig. 8

Fig. 5

Fig. 7





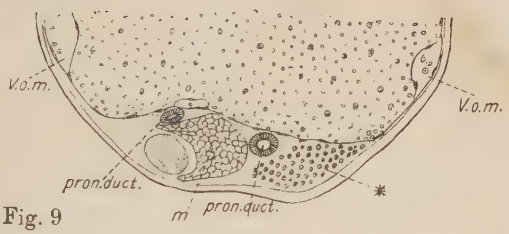


Fig. 9

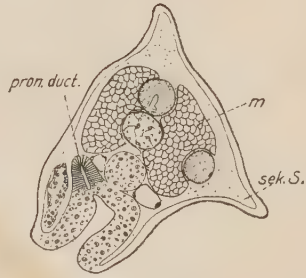


Fig. 14

Fig. 11a

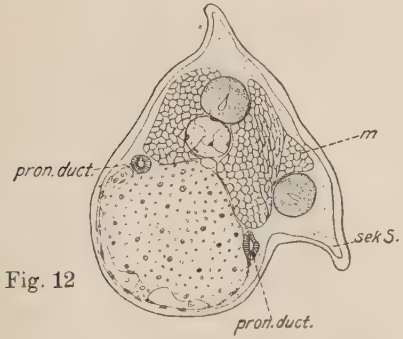


Fig. 12

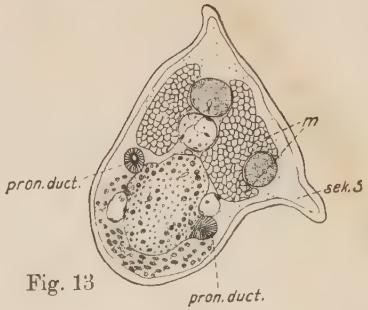


Fig. 13

Fig. 15

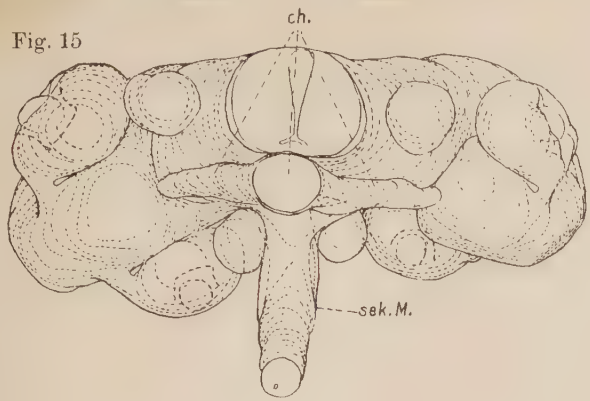


Fig. 16

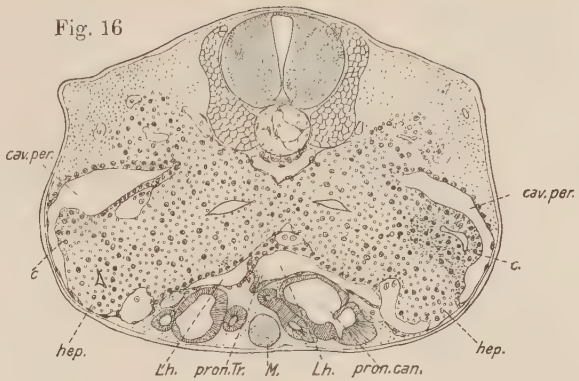


Fig. 20

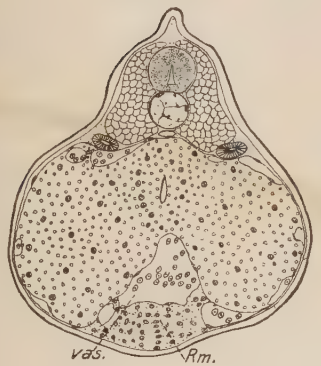


Fig. 21

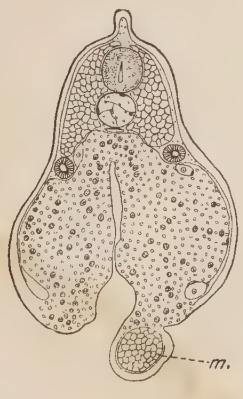


Fig. 22

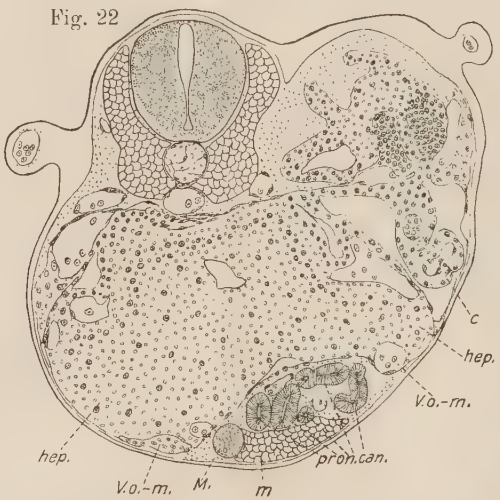


Fig. 23

Fig. 27

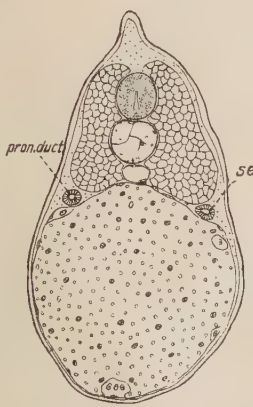


Fig. 28

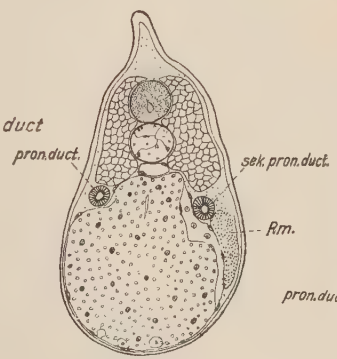


Fig. 29

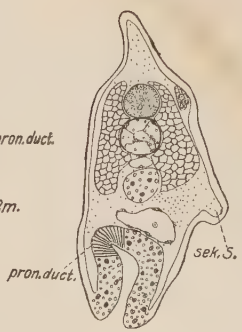
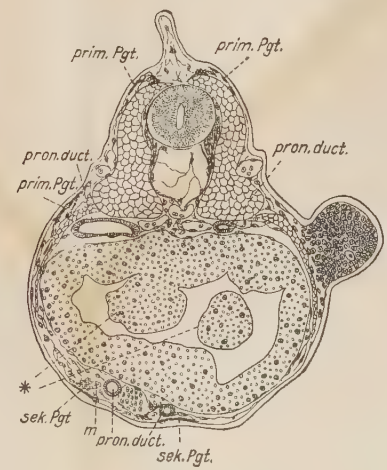
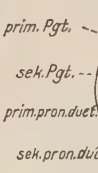


Fig. 30





A. Hey del.

Fig. 17

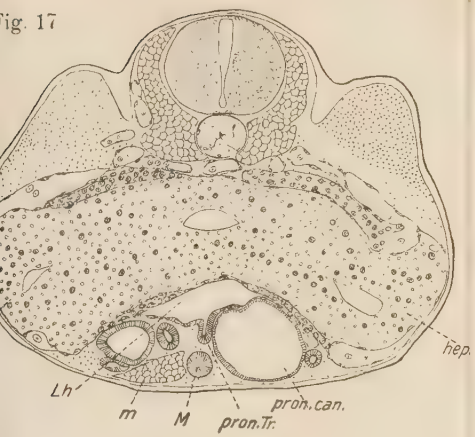


Fig. 18

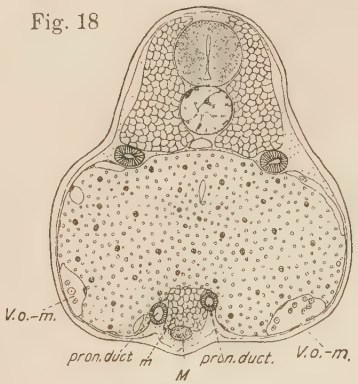


Fig. 19

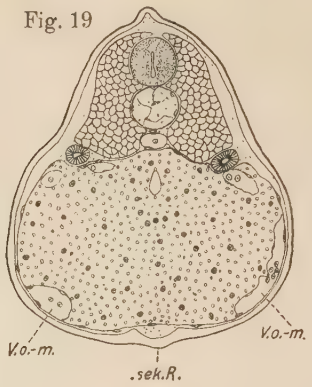


Fig. 26

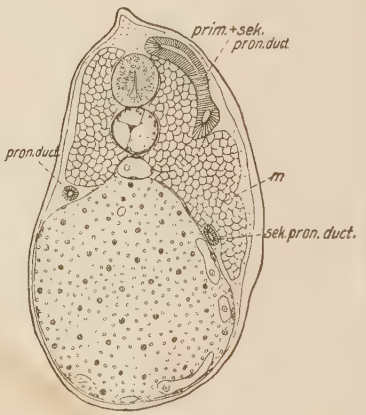


Fig. 25

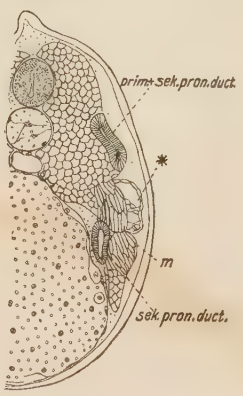
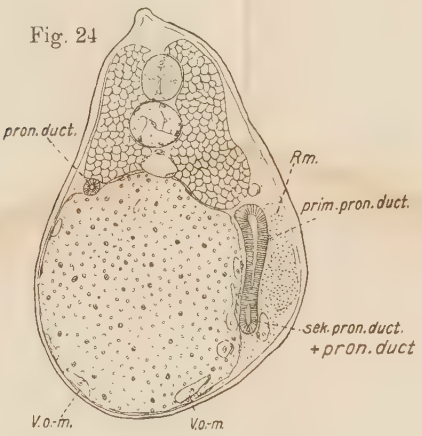


Fig. 24



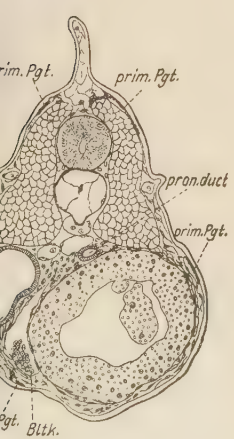


Fig. 31

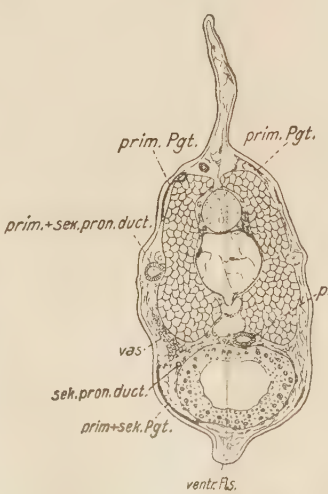


Fig. 32

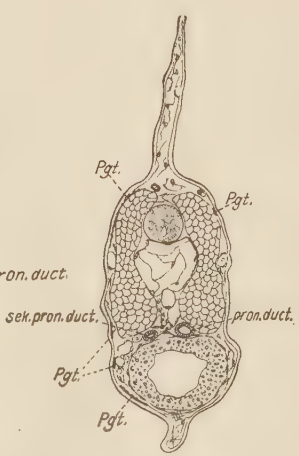


Fig. 33

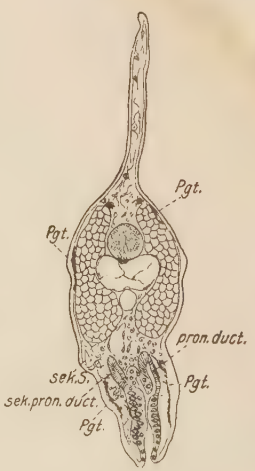


Fig. 34

Fig. 35

elmann in Leipzig.

Fig. 36

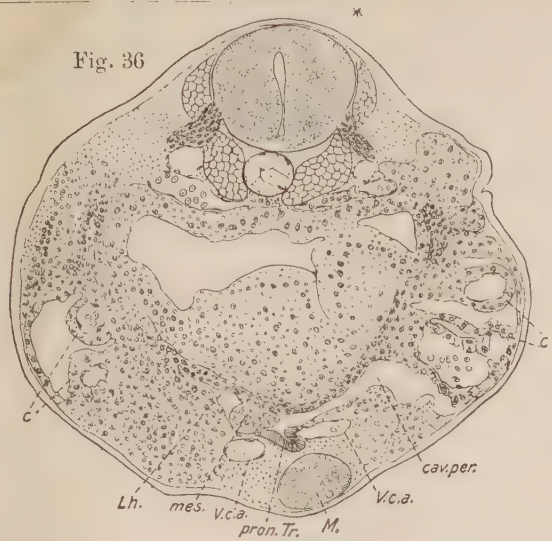


Fig. 37

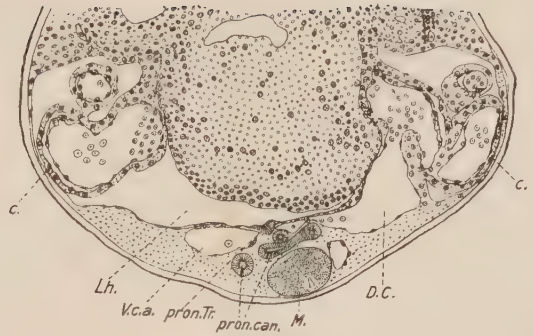


Fig. 38

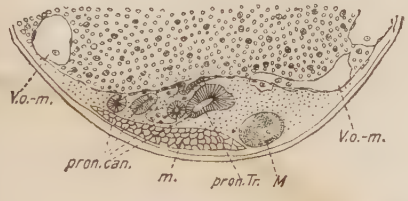


Fig. 39

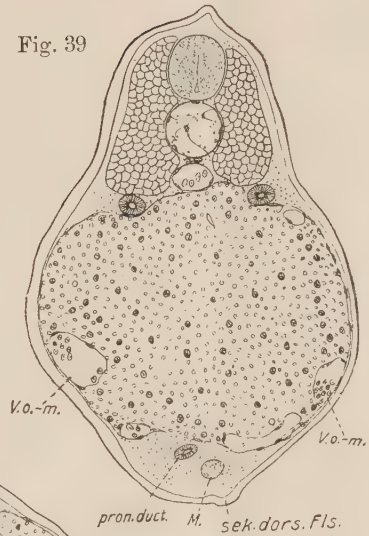


Fig. 40

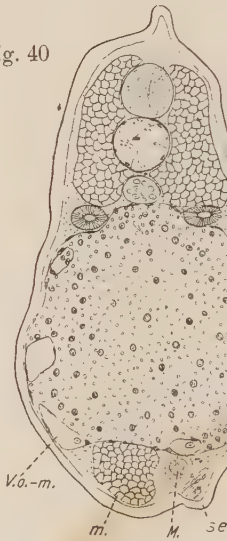


Fig. 44

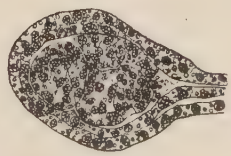


Fig. 44a

Fig. 41

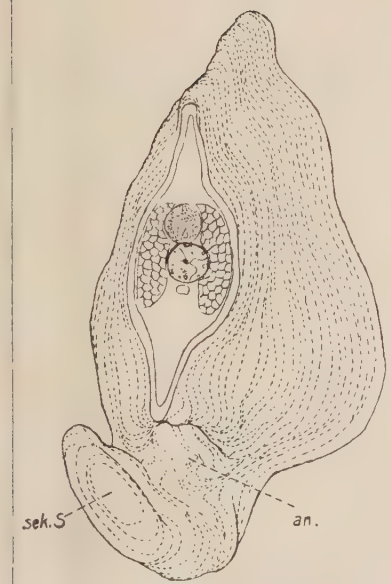


Fig. 42

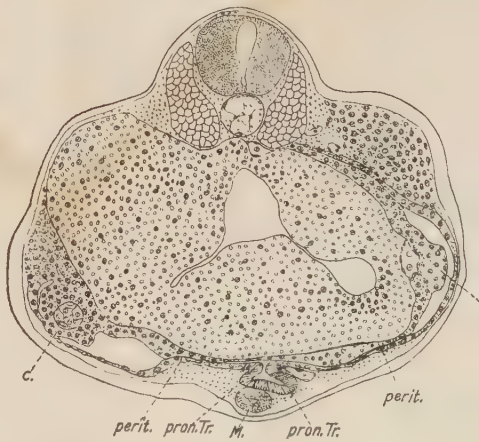
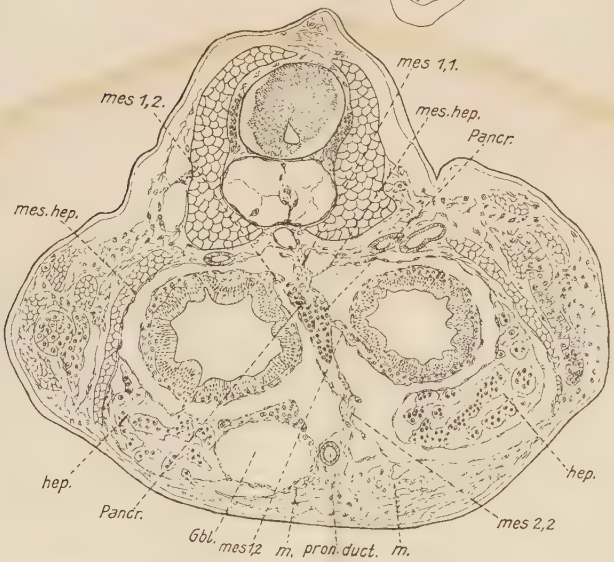


Fig. 45

Fig. 46



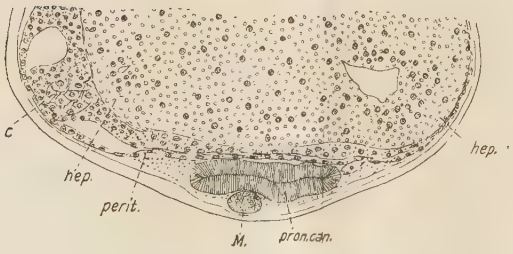


Fig. 43

Fig. 48

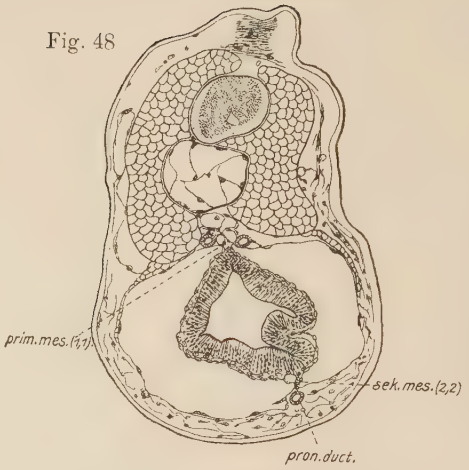
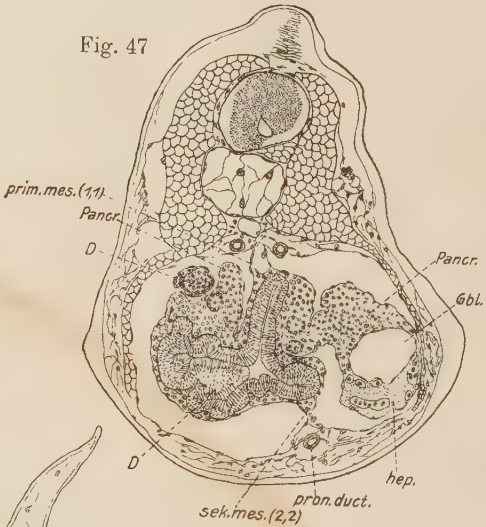


Fig. 47



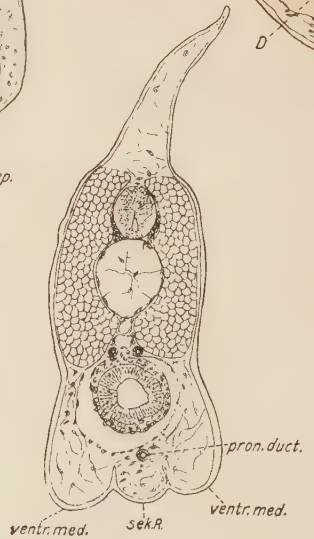


Fig. 49

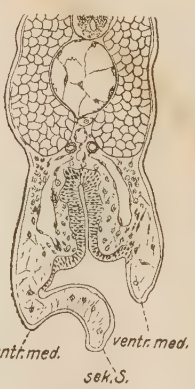
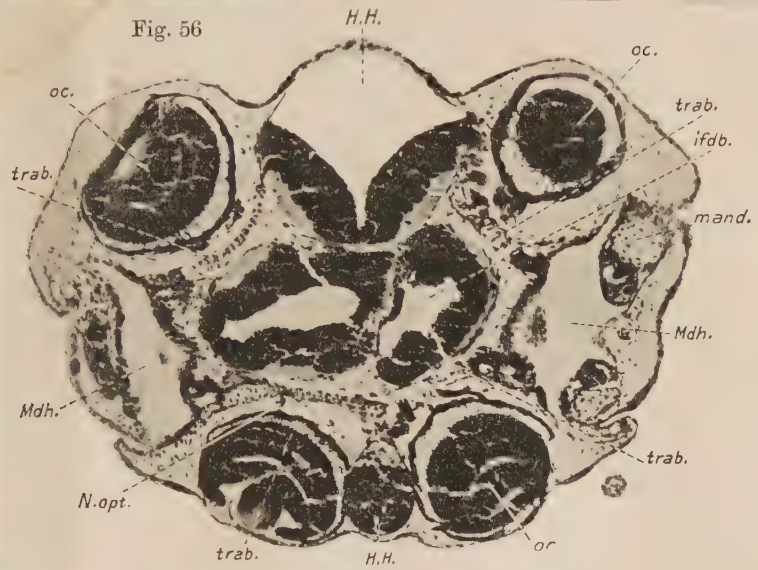


Fig. 50

Fig. 56



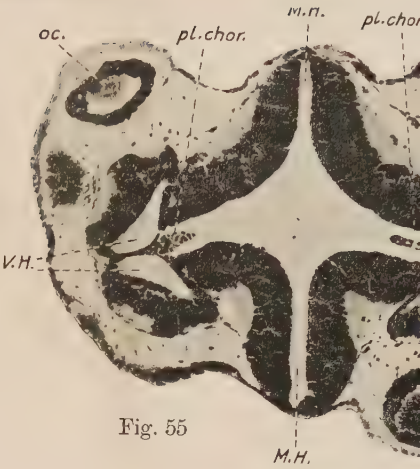


Fig. 55

Fig. 52

Fig. 51

Fig. 53

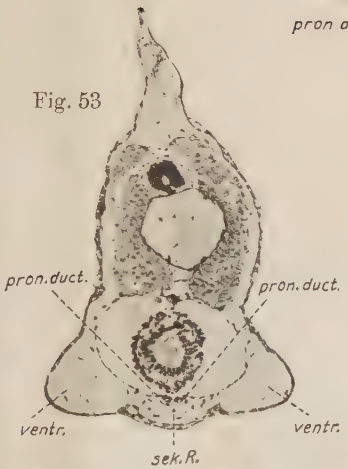
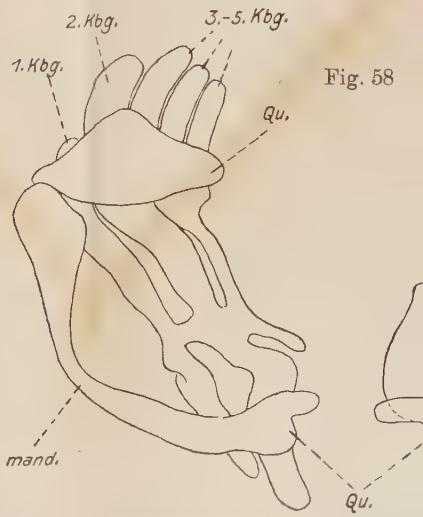
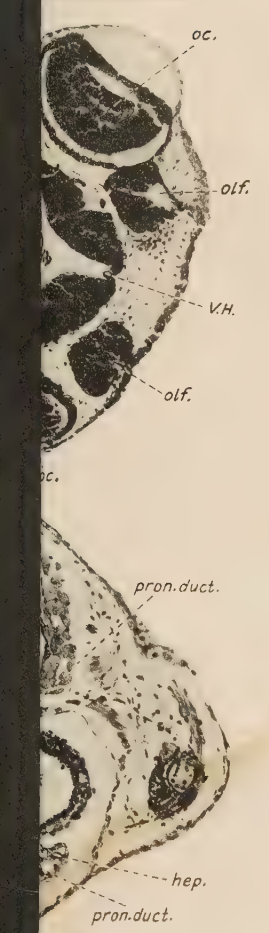
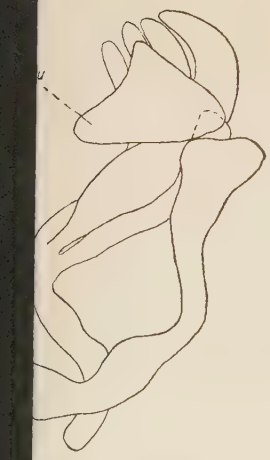


Fig. 54

Fig. 58







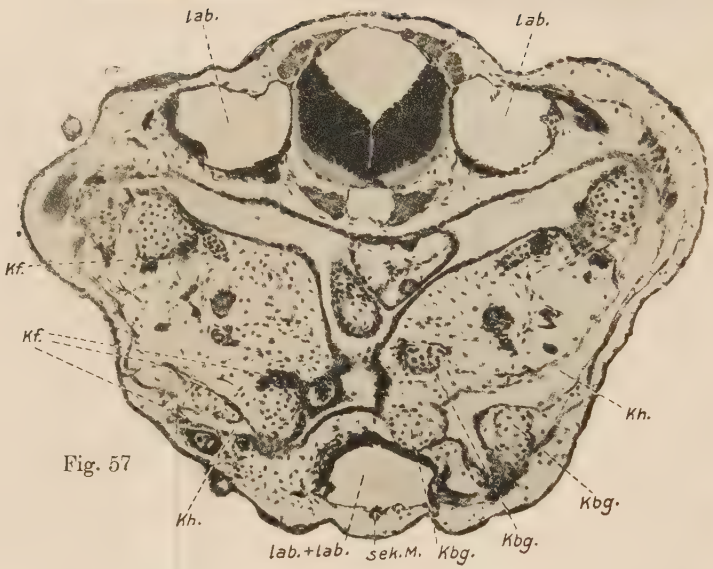


Fig. 57

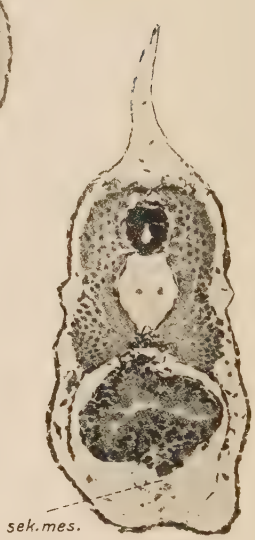
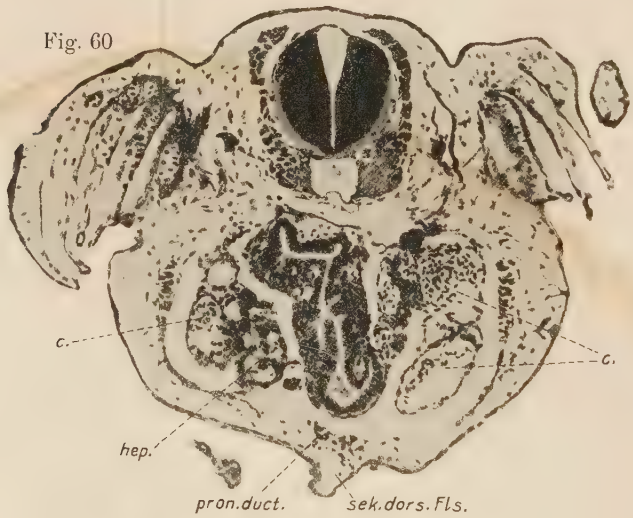


Fig. 61

Fig. 60



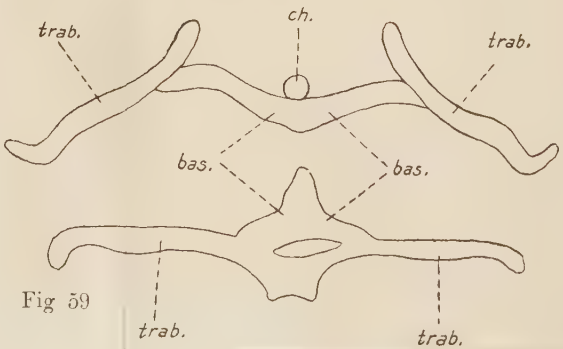


Fig 59

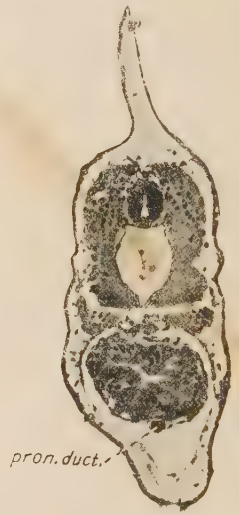


Fig. 62

gelmann in Leipzig.

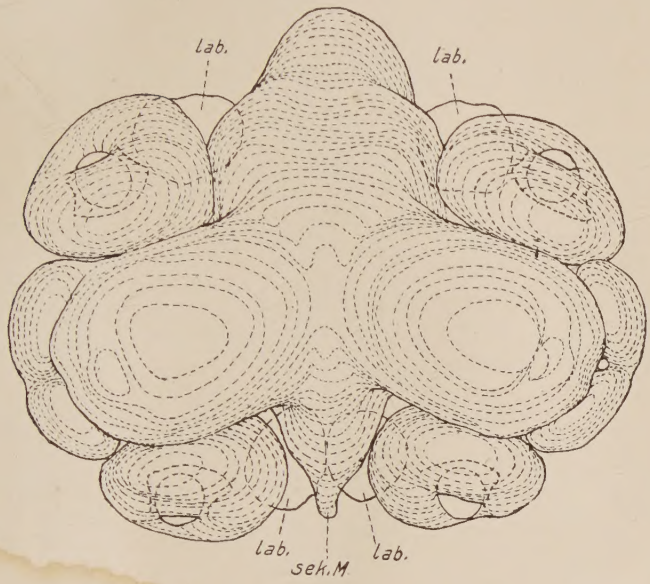


Fig. 63

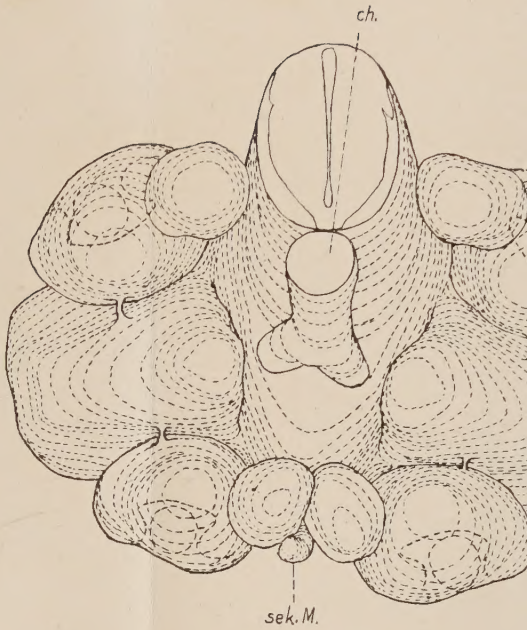


Fig. 64

Fig. 65

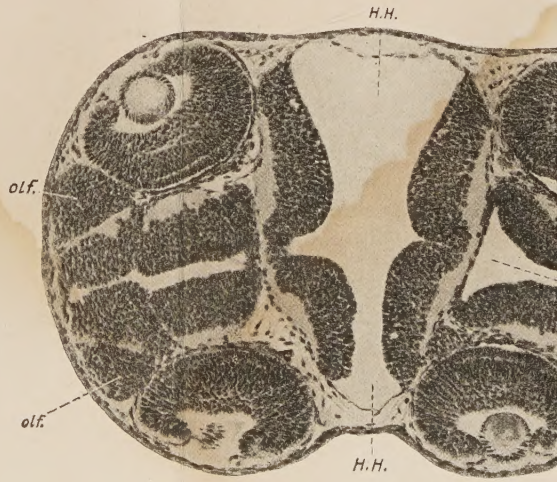


Fig. 66

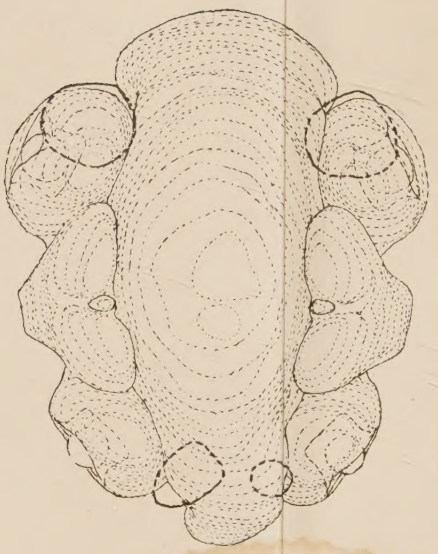


Fig. 67

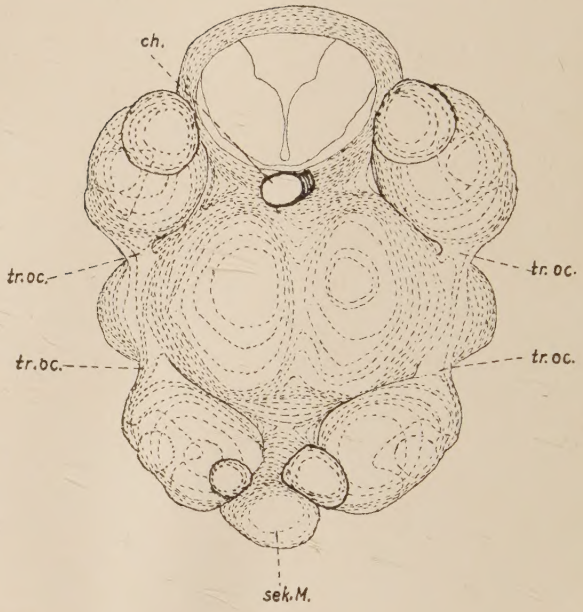


Fig. 68

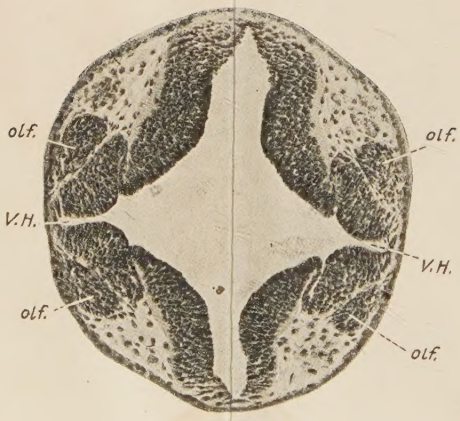


Fig. 69

Fig. 70

gelmann in Leipzig.